Untersuchung der Morphologie und Anatomie

der durch

Exoasceen verursachten Sproß- und Blatt-Deformationen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät der Universität zu München

vorgelegt von

William G. Smith
(B.Sc. St. Andrews University)

aus

Dundee, Schottland.

M. Rieger'sche
Universitäts- Buchhandlung
Gustav Himmer k. b. Hoflieferant.
München 1894.

Untersuchung der Morphologie und Anatomie

der durch

Exoasceen verursachten Sproß- und Blatt-Deformationen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät der Universität zu München

vorgelegt von

William G. Smith
(B.Sc. St. Andrews University)

aus

Dundee, Schottland.

M. Rieger'sche
Universitäts- Buchhandlung
Gustav Himmer k. b. Hoflieferant.
München 1894.

Separat-Abdruck
aus der
Forstlich-naturwissenschaftlichen Zeitschrift 1894.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 1
Literatur 1
Lebensweise der Exoasceen 5
Tabelle der verschiedenen Deformationen 8
Betrachtung der Morphologie der durch Exoasceen hervorgerufenen Hexenbesen auf:
Prunus Cerasus 7
„ Padus 12
„ domestica 14
Alnus incana 14
Betula-Arten 16
Anatomie derselben Hexenbesen 18
Morphologie und Anatomie von Sproß- und Blatt-Deformationen einzelner Arten:
α) Exoascus-Arten:
An Prunus: Exoascus Pruni 30
„ „ „ deformans 34
„ „ „ minor 36
„ Alnus: „ Tosquineti 37
β) Taphrina-Arten:
An Populus: Taphrina aurea 39
„ Betula-Arten „ carnea 41
„ „ „ „ Betulae 44
„ Alnus „ Sadebeckii 45
„ Acer „ polyspora 45
„ Quercus „ coerulescens 46
Schluß 47

Herrn Prof. Dr. Rob. Hartig, der mir bei vorliegender Arbeit seine gütige Unterstützung zu Teil werden ließ, und Herrn Dr. Freiherrn v. Tubeuf, unter dessen Leitung ich die Arbeit im botan. Laboratorium der forstlichen Versuchsanstalt München fertigte, dem ich das Thema verdanke, und der mir in liebenswürdigster Weise sein reichhaltiges Material zur Untersuchung überließ, spreche ich den wärmsten und aufrichtigsten Dank aus.

Daß die parasitischen Pilze mehr oder weniger auf das Aussehen und den Bau ihrer Wirthspflanzen einwirken, ist wohl bekannt. Solche Pilze sind schon seit langer Zeit beobachtet, weil sie so häufig dem Landwirthe und Forstmanne großen Schaden verursachen, es sind jedoch genauere wissenschaftliche Untersuchungen über die Einwirkungen derselben auf ihre Wirthspflanzen nicht besonders zahlreich. Es war eben das Bestreben der Mycologen zunächst viel mehr darauf gerichtet, die zahllosen Pilzarten selbst festzustellen und zu beschreiben, als die Krankheitserscheinungen ihrer Wirthspflanzen zu untersuchen. In der Literatur der Systematik finden wir zwar nicht selten auch Bemerkungen über die Einwirkungen der Pilze auf höhere Pflanzen, aber doch mehr vereinzelt und zerstreut. Erst in jüngerer Zeit beschäftigt man sich mehr mit den Veränderungen, welche bei pilzbefallenen Pflanzen hervorgerufen werden.

Man hat die bei den erkrankten Pflanzen auftretenden Erscheinungen in zwei Gruppen zu trennen, einerseits Atrophie und direkte Zerstörung der Gewebe des betreffenden Organs, andererseits Hypertrophie oder gesteigertes Wachsthum, ehe die Zerstörung eintritt. Besonders die Erscheinungen der Hypertrophie sind nur bei einer geringen Anzahl Pilz-erkrankter Pflanzen genauer studirt. So sind die Deformationen, welche durch die Exoasceen verursacht werden, noch fast sämmtlich unbearbeitet. Mich mit dieser Gruppe der Pilz-Einwirkungen zu beschäftigen, war der Zweck meiner Arbeit.

Professor Dr. Sadebeck hat in seiner neuen Monographie über die Exoasceen*) die Resultate seiner grundlegenden Arbeit über diese Pilz-Familie veröffentlicht, aber sowohl dort als in der darin angeführten Literatur ist nur wenig über die Morphologie und Anatomie der sehr interessanten Mißbildungen, — Taschenfrüchte, Hexenbesen, Blatt- und Sproß-Deformationen —, die durch die Arten dieser Pilz-Gruppe hervorgebracht werden, mitgetheilt. Auf die

*) Sadebeck: Die parasitischen Exoasceen; eine Monographie. Hamburg 1893.

geringe Literatur, welche sich speziell mit Einwirkungen von Exoasceen auf ihre Nährpflanzen befaßt, werden wir später zurückkommen. Es giebt aber verschiedene Arbeiten über hypertrophische Einwirkungen anderer Pilze auf ihre Wirthspflanzen, welche wir gleich hier am Anfang erwähnen müssen.

Wakker*) untersuchte den Einfluß auf Wirthspflanzen von verschiedenen parasitischen Pilzarten, nämlich von Exoascus Pruni und alnitorquus, Exobasidium Vaccinii, Cystopus candidus, Plasmodiophora Brassicae, von verschiedenen Uredineen und Ustilagineen. Seine Resultate werden wir kurz zusammenfassen, weil sie für diese Arbeit besonderes Interesse bieten. Er sagt nämlich,

„die meisten Hypertrophyten sind Ursache, daß die erkrankten Theile sich weniger vom Jugendzustande unterscheiden als die normalen gleichen Alters; oder mit andern Worten: Der Parasit hindert mehr oder weniger die Ausbildung der primären oder jedenfalls jene der secundären Gewebe. In vielen Fällen treten zu gleicher Zeit Eigenschaften auf, welche die Pflanzentheile sonst nicht zeigen."

Wenn wir etwas näher im Detail seine Resultate verfolgen, so finden wir sie in zwei Abtheilungen dargestellt: I. Zustände, die mit dem Jugendzustande übereinstimmen, nämlich: das Collenchym und das Sklerenchym fehlt in angegriffenen Stengeln; die Steinzellen-Schicht entwickelt sich nicht, (Taschenfrüchte mit Exoascus Pruni ꝛc.); die Markzellen zeigen keine Verdickung und Verholzung (Exobasidium Vaccinii); das Chlorophyll ist in den meisten Hypertrophien nicht ausgebildet; der oxalsaure Kalk fehlt, ist weniger, oder ist nicht in Drusengestalt abgesetzt; die Stärke hat sich vermehrt; die Intercellularräume sind gewöhnlich kleiner; die secundären Gewebe bilden sich unvollkommen aus und sind mehr oder weniger unregelmäßig angeordnet. II. Erscheinungen, bei denen neue Eigenschaften auftreten: Vergrößerung der Zellen sowie Fehlen der Intercellularräume; Färbung des Zellsaftes; Chlorophyllbildung in der Blüthenkrone und den Staubfäden (Cruciferen mit Peronosporeen); Krystalldrusenbildung findet statt; accessorische Gefäßbündelchen bilden sich; Meristembildung aus den erwachsenen Zellen kommt vor; und außergewöhnliche Sklerenchymbildung tritt auf.

Hartmann**) hat eine genaue Untersuchung über die anatomischen Veränderungen des Weißtannen-Hexenbesens, welcher vorher schon von De Bary***) beschrieben wurde, gemacht. Zunächst vergleicht er die gesunden mit den kranken Nadeln, und giebt als Hauptunterschiede bei den letzteren

*) Wakker: Untersuch. üb. d. Einfluß parasitischer Pilze auf ihre Nährpflanzen. Pringsheim's Jahrb. f. Botanik. Band 24. 1892.

**) Hartmann F. Anatomische Vergleichung der Hexenbesen der Weißtanne mit den normalen Sprossen derselben. Inaug.-Diss. Univ. Freiburg i. Baden. 1892.

***) De Bary, Ueb. d. Krebs und die Hexenbesen d. Weißtanne. Bot. Zeitung 1867.

an, daß weniger Spaltöffnungsreihen vorhanden sind, die Cuticula ist schwach verdickt; die Wandungen der Epidermiszellen und hypodermalen Fasern sind weniger verdickt; die Harzgänge sind kleiner, unregelmäßiger gebaut, und von weniger Zellen umgeben; das Palisaden- und Schwammparenchym ist nicht differenziert und der Zell-Inhalt derselben ist arm an Chlorophyll und Stärke; der Endodermisring und die Faserzellen sind wenig entwickelt; die Gefäßbündel bestehen aus weniger Zellenreihen und die Zellwandungen sind weniger verdickt. Zwischen gesunden Axen und kranken sind die Hauptunterschiede, daß die letzteren ein stärker entwickeltes Periderm haben; die hypodermalen Collenchymzellen sind nicht verdickt; die Harzgänge sind zahlreicher und ungleich groß, das Rindenparenchym ist unregelmäßig und etwa doppelt so stark angelegt, die Bastfasern sind weniger, und der Holz- und der Siebtheil der Gefäßbündel ist weniger entwickelt, der Siebtheil ist unregelmäßig, und die Jahresringe des Holztheils meist aus Breitfasern und dünnwandigen Rundfasern bestehend; das Mark ist etwa doppelt so stark angelegt; die Markzellen sind dichter, kürzer und ihre Wandungen sind verdickt und haben mehr Poren.

Woronin*) beschrieb unter Beigabe zahlreicher, schöner Abbildungen die Hypertrophie auf Vaccinium vitis-Idaea, verursacht durch Exobasidium Vaccinii. Diese wohlbekannten Deformationen der Blätter, Stengel und Blüthen sind hier sowohl morphologisch als anatomisch betrachtet. Angegriffene Blätter zeigen auf der unteren Epidermis Basidien, entstanden von einem Mycel, das mehr oder weniger tief in die Blatt-Gewebe eindringt. Durch den Einfluß des Mycels ist das Schwammparenchym zu polygonalen abgerundeten Zellen verändert, die ausgesprochen größer sind als die normalen und die so aufeinander drängen, daß die Intercellularräume sehr klein werden; in den Zellen fehlt das normal grüne Chlorophyll und sie enthalten eine farblose wässerige Flüssigkeit, in welcher nur ganz vereinzelte, ebenfalls farblose plasmatische Körnchen hier und da suspendirt vorkommen. Die oberen palisadenförmigen Parenchymzellen behalten so ziemlich die gleiche Ordnung wie in dem normalen Blatte bei, sie haben aber kein Chlorophyll und sind mit Erythrophyll — einem rosorathen Zell-Saft — erfüllt. Die Epidermis der unteren Blatt-Oberfläche ist so verändert, daß ihre Zellen in Zahl, Größe und Ordnung im Vergleich mit denjenigen der normal gebauten oberen Epidermis, sehr unregelmäßig sind und später aus ihrer normalen Lage verschoben werden. Die Zahl der Gefäß-Bündel weicht nicht von der normalen ab, aber die Elemente sind nicht nur im Lumen vergrößert, sondern auch in ihrer Zahl bedeutend vermehrt. Woronin glaubt, daß das abnorme Wachsthum der erkrankten Vaccinium-Pflanzentheile nicht durch bloße Ausdehnung der schon vorhandenen, normalen Zellen, sondern durch Neubildung und lebhafte Zellvermehrung stattfindet.

*) Woronin M.; Exobasidium Vaccinii. Ber. d. Naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. 1867.

Fentzling*) hat die Einwirkungen von verschiedenen Rostpilzen auf ihre Wirthspflanzen untersucht und wir wollen auch seine Resultate wieder kurz zusammenfassen. Die Angriffe der Rostpilze können den Habitus der Pflanzen völlig umwandeln oder ihre Einwirkungen können ganz localisirt bleiben, je nach dem Alter der betreffenden Pflanze zur Zeit der Pilzinfection. Wenn der Keim des Rostpilzes sehr frühzeitig eindringt, wächst das Mycel durch den ganzen Sproß weiter und fruchtet gewöhnlich in den Blättern. In diesem Falle sind die Einwirkungen über die ganze Pflanze verbreitet und zeigen sich durch beschleunigtes Längenwachsthum, schwache Belaubung, schwächere Holzbildung und eine kurze Lebensdauer; die Blätter sind kleiner, von einer ungesunden Farbe und einer dicken, lederartigen Beschaffenheit; die Blüthen werden in mannigfacher Weise verändert. Wenn jedoch die Rostpilz-Infection auf ausgewachsenen Organen, namentlich auf Blättern und Stengeln erfolgt, dann ist die nun entstehende Deformation nur auf oder in der Nähe der inficirten Stelle zu finden. Sie zeigt sich in einer mehr oder minder starken Anschwellung und Orangefärbung. In Bezug auf Veränderungen in den einzelnen Geweben des Blattes und Stengels zeigt das erstere folgende Erscheinungen: Die Epidermiszellen sind scheinbar länger gestreckt; das festgeschlossene Palisadenparenchym ist durch Intercellularräume gelockert und seine Zellen sind zum Theil vergrößert; der Durchmesser des Schwammparenchyms ist vermehrt durch Zellen-Vergrößerung, Zellenvermehrung, Vergrößerung der Intercellularräume und Bildung der Aecidien-Becher. Der Stengel zeigt: gestreckte Epidermiszellen, die Zellen des Rindenparenchyms sind vermehrt und zuweilen vergrößert; der Holzkörper bleibt in seiner Entwickelung stark zurück; die Markzellen sind vermehrt.

Wörnle**) hat die durch Gymnosporangien hervorgerufenen Mißbildungen auf Juniperus-Arten untersucht. Bei den Nadelpolstern fand er, „daß das Mycel das Parenchym zu rascherer Vermehrung und Theilung anregt." An den Anschwellungen der Zweige sah er sowohl eine Verdickung des Holzes als auch der Rinde; das Rindenparenchym ist sehr vermehrt; im Bast kommt eine starke Vermehrung der concentrischen Zellenreihen und eine Wucherung des Strahlen- und Strang-Parenchyms vor, ferner werden die Bastfasern allmählich dünnwandiger; in dem Holzkörper kommt eine stärkere Entwickelung des Parenchyms der Markstrahlen sowohl als des Strangparenchyms vor und die Tracheiden bleiben mehr oder weniger dünnwandig, so daß eine Unterscheidung von Frühjahrs- und Sommer-Holz nicht mehr möglich ist.

---

*) Fentzling K., Untersuchungen d. durch Rostpilze hervorgerufenen Veränderungen. Inaug.-Diss. Freiburg i. B. 1892.

**) Wörnle, P., Anatomische Untersuchung d. durch Gymnosporangium-Arten hervorgerufenen Mißbildungen. Inaug.-Diss. München. Forstl.-naturw. Z. 1894.

Knowles*) hat den Einfluß auf Zea Mais durch Ustilago Maydis untersucht und fand, daß, wo Sporenbildung vorkommt, eine auffallende Hypertrophie erfolgt. Die microscopische Untersuchung derselben zeigt die Spaltöffnungen unregelmäßig verschoben; die Zellengewebe des Stengels, besonders die peripherischen Zellen, sind zwar kleiner, aber viel zahlreicher, mit dünnen Wandungen und vermehrtem Zell-Inhalt; die Gefäßbündel sind zerrissen und so verändert, daß Phloem und Xylem schwer zu unterscheiden sind. —

Hiermit ist ein kurzer Ueberblick gegeben über die wichtigste zusammenfassende Literatur bezüglich der anatomischen Veränderungen bei Pflanzenhypertrophien und wir können darauf verzichten, auch noch über einzelne andere Arbeiten zu referiren.

Lebensweise der Exoasceen.

Bevor wir im Detail auf die Einzelnen der verschiedenen Exoasceen eingehen, wird es nothwendig sein, einen kurzen Ueberblick über die Lebensweise dieser Pilze zu geben. Die besonderen Erscheinungen bei den Fruchtdeformationen lassen wir außer Acht, weil sie außerhalb des Gebiets dieser Arbeit liegen. Sie sind schon theilweise durch Arbeiten von De Bary**) und Wakker***) behandelt worden.

Sporenbildung findet hauptsächlich auf Blättern statt und zeigt sich als ein weißlicher oder graulicher Ueberzug auf mehr oder weniger entfärbten und mißgestalteten Theilen beider Epidermen. Die Fruchtbildung besteht aus Asken mit 4 bis 8 Ascosporen, die oftmals schon wieder zahlreiche Conidien gebildet haben. Die Asken entwickeln sich in einer mehr oder weniger dichten Palissaden-ähnlichen Schichte auf der Epidermis, ohne miteinander zu einem wirklichen Hymenium verbunden zu sein. Sie haben sich aus einem Mycel entwickelt, welches unter der Cuticula in der Außenwand der Blatt-Epidermis verläuft. In der Gattung Magnusiella zeigen sie sich zuerst als Anschwellungen der Enden des Mycelfadens, während in den Gattungen Taphrina und Exoascus das Mycel sich durch Bildung von Querwänden in ascogene Zellen theilt, welche mit oder ohne vorhergegangene Vergrößerung und manchmal auch nach erfolgter Neu-Theilung die Asken hervorbringen; diese sprengen die Cuticula ab, um so ihre Sporen an der Oberfläche zum Reifen zu bringen; jeder Ascus kann unmittelbar aus seiner ascogenen Zelle hervorgehen oder die letztere ist durch eine Querwandung abgeschnitten und bildet die sogenannte Stiel-Zelle. Das subcuticulare Mycel entsteht neu durch Sporen-Keimung

*) Knowles E. J.; A Study of the abnormal structures induced by Ustilago Maydis. American Journal of Mycology Vol. 4. 1889.

**) De Bary A.; Exoascus Pruni ꝛc. Beiträge z. Morph. u. Physiol. d. Pilze I. Band V. Frankfurt 1864.

***) Wakker: loc. cit. S. 2.

auf der Blatt-Oberfläche oder es erwächst aus einem perennirenden Mycel. Ein solches, in der Knospe überwinterndes, Mycel ist von Sadebeck und anderen nachgewiesen worden und wurde von diesen als das Hauptunterscheidungs-Merkmal zwischen den Gattungen Exoascus und Taphrina betont. In den Knospen übt das Mycel einen Reiz auf die Embryonal-Gewebe aus, welcher sich, sobald die Knospe sich entwickelt, in einer größeren oder geringeren Hypertrophie des Zweiges äußert, wie wir später ausführlich in dieser Arbeit zeigen werden. Aus der Knospe wandert das Mycel in die Gewebe des Zweiges, und zwar je nach den Arten, in verschiedene Theile der Wirthspflanze; in mehreren Prunus-Arten findet man das Exoascus-Mycel in den innersten Geweben von Zweigen und Blättern; aber bei anderen Wirthspflanzen kommt das Mycel, — wie Sadebeck es z. B. für Exoascus Tosquineti auf Alnus-glutinosa bewiesen hat —, nur in der subcuticularen Schichte der äußeren Epidermiswandungen vom Zweig, Blatt-Stiel und Blatt vor. Aus dem Zweig gelangt das Mycel in die jungen Knospen, um wieder zu perenniren, oder es kann in die Blattgewebe wandern und dort als subcuticulares Mycel neue ascogene Zellen bilden. Sadebeck hat in mehreren Fällen sowohl die Keimung der Sporen auf der Blattepidermis beobachtet, als auch das Eindringen in die Cuticula durch den Keim-Schlauch, der sich in der subcuticularen Schicht als ein Mycel ausbreitet. Bei Taphrina-Arten können nur die Sporen die Verbreitung des Pilzes vermitteln, weil die Blätter, die das ganze Mycel-System enthalten, im Herbste abgeworfen werden.

In der folgenden Tabelle ist eine Uebersicht der gesammten Exoasceen gegeben. Diese sind in vier Gruppen getheilt, je nach den Deformationen, welche sie auf ihren Wirthspflanzen verursachen. Die zwei ersten umfassen alle diejenigen Pilze, welche Deformationen in dem Sproßsystem anrichten, das heißt „Hexenbesen" in weitesten Sinne des Wortes, wie sie Sadebeck auffaßt. Es muß bemerkt werden, daß dies alle mit Ausnahme einer einzigen Art, — welche auf einer einjährigen Krautpflanze lebt — Exoascus-Arten sind. Die zwei Gruppen unterscheiden sich darin, daß die erstere nur solche Exoasceen umschließt, die „Hexenbesen" im engeren Sinne veranlassen, während die zweite Gruppe solche umfaßt, die nur Deformationen an den einjährigen Zweigen und ihren Blättern verursachen. Die dritte Gruppe enthält Exoasceen, deren Einwirkungen auf die Blätter beschränkt sind. Die Exoasceen der vierten Gruppe rufen hauptsächlich Fruchtdeformationen hervor.

Verzeichniß der Exoasceen und ihrer Nährpflanzen.

(Siehe Tabelle Seite 8 und 9.

Im Folgenden werden wir nur solche Deformationen betrachten, welche durch Exoasceen, die wir auf der Tabelle mit einem Sterne* bezeichneten, hervorgerufen sind.

Dieselben zeigen sowohl morphologische oder äußere und anatomische oder innere Veränderungen des Aufbaues der Wirthspflanze infolge der Pilzeinwirkungen. Wir fanden es dem Zweck dieser Arbeit am entsprechendsten, die Deformationen gemäß ihrer Mißbildungsgrade in Gruppen anzuordnen, ohne irgend welche Rücksicht auf die Verwandtschaft der Wirthspflanzen, oder der Exoascus-Arten unter einander dabei zu nehmen.

Die erste dieser Gruppen begreift mehrere Formen der sogenannten „Hexenbesen" an Holzgewächsen in sich. In einem kleinen Artikel von Tubeuf*) sind die bekannteren Formen der Hexenbesen zusammengefaßt; sie bilden eine Gruppe von Deformationen, welche durch die verschiedensten Ursachen hervorgerufen sind. Einige z. B., die auf Weißtanne und Berberisarten, sind von Aecidien veranlaßt, andere von Milben, während wieder andere nachgewiesenermaßen von Exoasceen herrühren. Die Hexenbesen sind die complicirtesten Formen von Exoascus-Deformationen und wir werden gut thun, ihre Morphologie in dem folgenden Capitel besonders und getrennt von ihrer anatomischen Characteristik zu betrachten.

Morphologie der durch Exoasceen hervorgerufenen Hexenbesenbildungen.

In den Hexenbesen von Prunus Cerasus, durch Exoascus Cerasi verursacht, haben wir einen der allgemeinsten und bestbekannten Hexenbesen, die es giebt, und so bietet er ein sehr günstiges Material für unsere erste morphologische Untersuchung; dies umsomehr, als er in sehr auffallender Weise die verschiedenen in diesem Capitel in Betracht zu ziehenden Eigenthümlichkeiten zeigt.

Die beigegebene Tafel des von mir untersuchten Hexenbesens, nach einer Photographie des Herrn Dr. v. Tubeuf ausgeführt, ist in vieler Hinsicht zu einer Erklärung der morphologischen Eigenschaften solcher Deformationen besonders geeignet. (Obgleich Rathay,**) der auch den ursächlichen Zusammenhang zwischen Kirschenhexenbesen und einer Exoascus-Art darstellt, die äußere Erscheinung dieser Hexenbesen schon sehr ausführlich beschrieben und abgebildet hat, erschien es doch lohnend, dieselben nochmals in Detail zu untersuchen.) Das Original wuchs in der Umgebung von München, und wurde Ende März dieses Jahres abgeschnitten. Seine Knospen waren zur Hälfte entwickelt und es gelang mir, die Blätter weit genug zur Entwicklung zu bringen, um das Exoascus-Mycel darin zu finden; die Asken konnten jedoch nicht zum Reifen

*) v. Tubeuf: Forstlich-naturwissenschaftliche Zeitschrift, I. Jahrgang 1892, Heft 7.

**) Rathay, E.: üb. d. Hexenbesen d. Kirschbäume ꝛc. Sitzber. der K. K. Akad. zu Wien. I. Abth. 1881.

Verzeichniß der Exoasceen und ihrer Nährpflanzen.

Wirthspflanzen	Hexenbesen-Bildung	Sproß- u. Blattdeformation	Blatt-Deformation	Frucht-Deformation
Populus nigra L.				
„ pyramidalis Roz.			*Taphrina aurea (Pers).	
„ monilifera Ait.				
„ tremula L.				Taphrina Johansonii, Sadeb.
„ alba L.				Taphrina rhizophora, Johans.
Betula verrucosa Ehrh.	*Exoascus turgidus. Sadeb.			
„ pubescens Ehrh.	Exoascus betulinus (Rostrup)		*Taphrina Betulae (Fuck.)	
„ odorata Bechst.	Exoascus betulinus (Rostrup)			
„ nana L.	Exoascus alpinus (Johans.)	Exoascus nanus (Johans.) Exoascus bacteriospermus (Johans.)	*Taphrina carnea, Johans.	
„ intermedia, Thom.			Taphrina carnea, Johans.	
„ populifolia, Ait.			Magnusiella flava (Farl.)	
„ papyracea Ait.				
Alnus glutinosa, Gärtn.		*Exoasc. Tosquineti (Westend)		
„ incana, D. C.	*Exoascus epiphyllus, Sadeb.			Exoascus amentorum, Sadeb.
„ rubra, Bong.		Exoasc. Tosquineti (Westend)		
„ glutinosa X incana				
Carpinus Betulus L.	Exoascus Carpini, Rostrup			
Ostrya carpinifolia L.			Taphrina Ostryae, Massal.	
Quercus (verschied. Species)			*Taphrina coerulescens, Ful.	
„ Ilex L.	Exoascus Kruchii, Vuill.			
Ulmus campestris L.				
„ montana With.			Taphrina Ulmi (Fuck.)	
Celtis australis L.			Taphrina Celtis, Sadeb.	
Agrostemma Githago L.		Magnusiella Githaginis (Rostr.		
Rhus copallina, L.		Exoasc. purpurasc. (Ell. u. Ev.)		
Acer tartaricum L.				
„ Pseudoplatanus L.			*Taphrina polyspora (Sorok)	

Verzeichniß der Exoasceen und ihrer Nährpflanzen.

Wirthspflanzen	Hexenbesen-Bildung	Sproß- u. Blattdeformation	Blatt-Deformation	Frucht-Deformation
Peucedan. Oreoselinum, Mnch.			Magnusiella Umbelliferarum (Rostr.)	
„ palustre Mnch.				
Heracleum Sphondylium L.				
Potentilla (versch. Species)			MagnusiellaPotentillae (Farl.)	
Prunus Chamaecerasus, Jacq.		*Exoascus minor, Sadeb.		
„ avium L.	*Exoascus, Cerasi, Sadeb.			
„ cerasus L.				
„ Padus L.	*Exoascus	Exoascus Pruni Fuck.		Exoascus Pruni Fuck.
„ Insititia L.	Exoascus Insititiae, Sadeb.			
„ domestica L.	*Exoascus Insititiae, Sadeb.	*Exoascus Pruni, Fuck.		Exoascus Pruni Fuck.
„ virginiana L.				Exoascus Pruni Fuck.
„ serotina, Ehrh.				Exoascus Farlowii, Sadeb.
„ spinosa L.				ExoascusRostrupianus,Sadeb.
„ americana, Mars.				
„ pumila. L.				Exoascus communis, Sadeb.
„ maritima. Wang.				
„ subcordata Bth. und andere Species				Exoascus sp.
„ Amygdalus (L.)		*Exoascus deformans(Berk)		
„ Persica (L.)				
Mespilus Oxyacantha, Gärtn.		Exoascus Crataegi, Sadeb.		
„ monogyna Willd.				
Pirus communis L.			Taphrina bullata. (Ful.)	
Cydonia japonica, Pers.				
Polystichum spinulosum, D. C.			Taphrina filicina Rostr.	
„ Thelypteris, Rth.			Magnusiella lutescens (Rostr.)	
Aspidium aristatum Sw.	Exoascus Cornucervi (Giesh.)			
Pteris quadriaurita, Retz.	Taphrina Laurencia Giesh.			

*) Die in dieser Arbeit untersuchten Deformationen sind bezeichnet mit *

gebracht werden. Der Hexenbesen hängt an einem vierzehnjährigen Mutter-Ast (A), der durch das Gewicht des Hexenbesens beinahe in eine horizontale Stellung gebogen war. Die Endknospe dieses Mutteraſtes war zu einem normalen Zweige (B) entwickelt und dieser wuchs mehrere Jahre, blieb aber, wie die Figur zeigt, viel dünner und ist bald ganz abgestorben. Auf dem Mutter-Aste ist eine Seitenknospe oder das unter ihr befindliche Blatt durch den Exoascus inficirt worden und aus dieser Knospe hat sich das ganze Hexenbesen-Zweigsystem entwickelt. Der große angeschwollene Zweig C sitzt fest auf dem Mutter-Ast und ist auffallend verdickt. Wenn wir den Umfang beider vergleichen, finden wir:

Ast A hat gleich unten an der Anschwellung gemessen = 6 cm Umfang
„ B „ „ „ „ „ „ „ = 3 „ „
„ C hat gemessen nahe seiner Insertion auf A = 18 „ „

Der Ast C hängt abwärts von dem Mutteraſt. An ihm sind mehrere Zweige entwickelt, von denen die vier stärksten an der Basis folgenden Umfang haben: $D^1 = 9$ cm; $D^2 = 11$ cm; $D^3 = 10$ cm; $D^4 = 8$ cm; die anderen Zweige sind kleiner oder sind abgestorben und verursachen dann die rauhen Narben der Rinde. Von den vier starken Zweigen trägt jeder ein wohl entwickeltes Zweig-System und zeigt stark negativ geotropische Krümmungen. Wenn wir D^2 genauer betrachten, so finden wir, daß das erste Segment, das mehrere Jahrestriebe umschließt, eine Länge von 30 cm hat. Von D^2 sind zwei starke Aeste E^1 und E^2 entwickelt; E^2 war ein Jährlingszweig im Jahre 1888, und der Jahrestrieb für dieses Jahr maß 10 cm Länge. Außer vielen jetzt abgestorbenen Kurzzweigen hat dieser Trieb seine Endknospe und seine oberste Seitenknospe zu Langtrieben entwickelt. Die Endknospe hat 1889 einen Jahrestrieb von 10 cm Länge gebildet und dieser hat, obgleich seine Endknospe abgestorben ist, zwei der obersten Seitenknospen zu Langtrieben entwickelt; einer von diesen ist als 1890 bezeichnet und hat eine Länge von 10 cm erreicht. Nur die Endknospe desselben hat sich zu einem Längstrieb entwickelt, welcher 1891 einen Jahrestrieb von 18,5 cm gemacht hat; dieser letztere hat wieder seine Endknospe und zwei obere Seitenknospen als Längstriebe entwickelt. Der Längstrieb der Endknospe erreichte eine Länge von 26 cm und hatte 1893 seine Knospen ausnahmslos entwickelt, und zwar meist zu Längstrieben, von denen der größte eine Länge von 13,5 cm erreichte. Die jüngsten Zweige würden dieses Jahr alle Knospen zu Laubtrieben entwickeln.

In dieser Weise könnten wir jeden Zweig verfolgen, es würde dies jedoch bei allen zu dem gleichen Resultate führen. Die Abbildung ermöglicht es, zwei verschiedene Perioden der Entwicklung dieses Hexenbesens zu constatiren, die erste bis 1890 inclusive, die zweite von 1891 bis heute. In letzterer finden wir den bei Hexenbesen von Kirsch- und Pflaumenbäumen, sowie Weißerlen, häufig vorkommenden Fall, daß jeder Jahrestrieb lang gestreckt ist,

eine Basalanschwellung hat, fast ohne Ausnahme jede normale Knospe in Zweige entwickelte und eine sehr auffallend negative Geotropie zeigt. Das Wachsthum des Hexenbesens war bis 1890 einigermaßen verschieden hievon; die Haupt-Jahrestriebe sind kürzer, und tragen Spuren vieler Zweige, welche im ersten oder zweiten Jahresalter abstarben; nach 1890 finden sich wenige abgestorbene Zweige. Die rauhen Narben, welche die ältesten Aeste dieses Hexenbesens so deutlich characterisiren, sind zuerst dadurch entstanden, daß gewöhnliche Zweige sich bildeten, aber nach ein oder zwei Jahren bis auf die angeschwollene Basis wieder abstarben; nachher entwickelten sich aus dieser Basis eine oder mehrere schlafende Knospen am Zweige; diese secundären Zweige starben ihrerseits und verursachten die Entwickelung weiterer schlafender Knospen; so hat sich durch die Fortsetzung dieses Processes für mehrere Jahre die rauhe Narbe aus den abgestorbenen Zweigbasen und deren aufgeworfene Rinde gebildet. Unter schlafenden Knospen verstehen wir jene Knospen, welche in der Axel der Knospen-Schuppen entstehen, gewöhnlich unentwickelt bleiben und bei Verletzungen auszuschlagen pflegen.

Die zwei Perioden in dem Leben dieses Hexenbesens werden wahrscheinlich ihre Erklärung in der Menge des Nahrungs-Zuschusses haben. In früheren Jahren war wohl der Mutter-Ast wenig im Stande, diesen dem gesunden Aste, sowie dem raschwachsenden Hexenbesen-System zu gewähren. Das führte zu dem Resultat, daß die entwickelten Hexenbesen-Zweige schlecht ernährt und unvollkommen gebildet wurden und zum Theil auch im Winter abstarben, während der gesunde Ast B nach und nach von ihnen ausgehungert wurde, bis er endlich zu Grunde ging. In den späteren Jahren geht der Wasserstrom mit den Nährsalzen ausschließlich in den Hexenbesen, und ferner ist die Nahrungsbahn selbst vergrößert, wie wir später sehen werden, so daß die entwickelten Zweige ohne Schaden ihre Blätter länger behalten, das Holz besser ausreifen, d. h. das Wachsthum abschließen, und so den Winter aushalten können, und im Frühjahr ihre Knospen zu stark hypertrophirten Zweigen entwickeln, die die zweite Periode characterisiren. Das Wachsthum von 1892 ist besonders auffallend, denn ein Zweig dieses Jahres, — als 1892 bezeichnet —, hat eine Länge von 40,5 cm. erreicht.

Nach Betrachtung dieses Hexenbesens können wir folgenden Schluß in Bezug auf seine Formation ziehen: Er ist durch Hypertrophie entstanden, verursacht durch den Reiz des Exoascus.

Die Hypertrophie zeigt sich durch folgende Merkmale:

Vermehrung der Länge und Dicke der einzelnen Zweige und besonders Anschwellung ihrer Basis.

Zahlreiche Entwickelung von normalen Knospen in Laubtriebe.

Das Fehlen von Blüthen-Sprossen.

Häufiges Absterben von jungen Zweigen.

Entwickelung von schlafenden Knospen im Zweige.

Negative Geotropie und Krümmungen der Zweige.

Mit anderen Worten sind dies die Hauptfactoren, die bei dem Aufbau dieses Hexenbesens mitgewirkt haben. Wir werden zunächst untersuchen, inwiefern diese Factoren auch bei dem Aufbau von anderen Hexenbesen, die durch Exoasceen veranlaßt sind, mitwirken.

Untersuchungen über andere Kirschenhexenbesen führten zu dem Resultat, daß dieselben Factoren in allen Fällen die Mißbildungen hervorgebracht haben, obgleich ihre Einwirkungen nicht immer gleich stark hervortreten, und bald der eine wirksamer erscheint, bald der andere. Im Allgemeinen ist das Absterben von Jährlingszweigen bei Kirschenhexenbesen nicht so vorherrschend, wie es das Exemplar auf der Tafel zeigt, auch ist die Entwickelung von schlafenden Knospen nicht so oft vorhanden, wie dies uns ein Beispiel von Prunus Padus zeigt. Im Ganzen behält ein Kirschenhexenbesen, obgleich etwas fremdartig auf seinem Mutterast aussehend, doch mehr das Aussehen eines normalen Astes, als wir es bei Hexenbesen anderer Baumarten noch finden werden.

Wie vorher gesagt, fehlen Blüthen ganz, so daß im Frühjahr ein Kirschbaum-Hexenbesen vermöge seiner grünen Farbe sehr leicht von dem übrigen mit Blüthen bedeckten Baume zu unterscheiden ist. Die Blattknospen des Hexenbesens entfalten sich früher wie die der normalen Zweige und sieht daher der Hexenbesen schon grün aus, bevor Blätter der gesunden Zweige im Frühjahr erscheinen. Auf einem Hexenbesen sind die Blätter alle durch den Exoascus beeinflußt, und zeichnen sich durch dickere und runzligere Beschaffenheit der Blatt-Spreite und einen verdickten Blattstiel aus; wenn sie sich im Frühjahr früher wie die normalen Blätter entwickeln, so fangen sie auch an, ihre grüne Farbe eher zu verlieren, und werden blaß grün und zuletzt braun. Die Asken erreichen ihre Reife schon früh im Sommer und bilden einen weißlichen Ueberzug auf den Blättern, welche nach dieser Zeit abtrocknen, und somit mitten im Sommer braun werden und abfallen.

Unser nächstes Beispiel bietet ein Hexenbesen von Prunus Padus, der bei Miltenberg in Unter-Franken im März dieses Jahres abgeschnitten wurde. Seine Blätter waren noch nicht entfaltet und, obgleich ein wohlentwickeltes Exoascus-Mycel sowohl auf den Blättern als in den Zweiggeweben gefunden wurde, war es nicht gelungen, die Asken zur Reife zu bringen, so daß eine genaue Bestimmung der Art nicht möglich war. Bis jetzt habe ich in der Literatur keinen Hexenbesen auf Prunus Padus erwähnt gefunden, doch dürfen wir annehmen, daß dieser Hexenbesen auch durch eine Exoascus-Art veranlaßt wurde, welche mit derjenigen Gruppe von Exoasceen verwandt ist, die durch Mycel im inneren Gewebe der Wirthspflanze ausgezeichnet ist und welche die Hexenbesen bei anderen Prunus-Arten und bei verwandten Gattungen verursacht. Wir dürfen dies um so mehr annehmen, als dieser Hexenbesen

dieselben äußeren Erscheinungen zeigt, wie die schon besprochenen Exemplare; sein Aussehen weicht in einigen Punkten allerdings von dem anderer Hexenbesen ab. Er bildet nemlich einen sehr verzweigten, compacten, fast kugeligen Busch, mit einem Durchmesser von etwa einem halben Meter. Der Mutterast war 3 cm im Durchmesser und nahm plötzlich eine cylindrische Anschwellung von 6 bis 9 cm Durchmesser auf eine Länge von 22 cm an. Dieselbe hängt beinahe vertical nach abwärts, und vertheilt sich in mehrere Arme, die sich schroff aufwärts biegen und viele Aeste von verschiedenem Alter, dicht bedeckt mit zahlreichen eng aneinder stehenden Zweigen tragen. Auf Zweigen jeglichen Alters vom Jährling bis zu den dickeren Aesten waren so viele zur Hälfte entfaltete Laubknospen, daß dieser Hexenbesen im Sommer wie eine solide Masse von Blättern erscheinen mußte. Jeder Ast und Zweig zeigte stark negative Geotropie und jeder Jahrestrieb war im Vergleich mit dem normalen kurz, viel dicker und zeigte eine stark ausgesprochene Basalanschwellung. Die Kürze der Jahrestriebe war leicht zu erklären, sobald man die jüngeren Zweige des Hexenbesens untersuchte, weil von ihnen nicht einer bis an seinen Gipfel am Leben geblieben war. In diesem Frühjahr haben die Hexenbesen-Knospen sich vor den normalen entfaltet und Spätfröste haben viele von ihnen, ja fast alle Jährlingszweige, getödtet. Die Anwesenheit so vieler, mehr oder weniger abgestorbener Zweige bildete eine sehr auffallende Eigenschaft dieses Hexenbesens. Das größte Interesse verdienen die Basalanschwellungen, die durch ihre Entwicklungsform den größten Theil des zweigtragenden Systems bilden, und diesen Hexenbesen die sehr unregelmäßige Gestalt gegeben haben. Schon an normalen Zweigen von Prunus Padus fand ich nicht selten, als ganz normale Erscheinung, Basalanschwellungen, die zwei bis dreimal die Dicke des oberen Zweig-Theiles haben; wahrscheinlich entsprangen solchen normalen Bildungen die großen Anschwellungen der hypertrophirten Aeste. Die Basalanschwellung auf einem Jährlingszweig von Prunus Padus-Hexenbesen hat die zwei bis dreifache Dicke des übrigen Zweiges und zeigt die Narben zahlreicher Knospenschuppen. Wenn der Zweig abstirbt, bleibt die Basalanschwellung gewöhnlich lebend und fährt fort an Dicke zuzunehmen. In einigen Fällen hat die Anschwellung, nachdem der todte Zweig abgebrochen war, die Wunde durch Ueberwallung geschlossen und so einen rundlichen Rindenknollen gebildet. Aus den noch lebenden Anschwellungen entwickelten sich schlafende Knospen am Zweige, jede mit einer eigenen Basalanschwellung auf der Mutteranschwellung sitzend und sie vergrößernd; in gleicher Weise konnten sich aus jeder solcher Secundär-Anschwellung mehrere schlafende Knospen entwickeln und so tertiäre Anschwellungen bilden u. s. w. So kommt es, daß durch dieses ständige Absterben von Zweigen und das Kurzbleiben von Jahrestrieben, durch die so dicht neben einander stehenden Basalanschwellungen, von denen jede mehrere in Zweige entwickelte schlafende Knospen trägt, sich ein zusammengedrückter und sehr unregelmäßig gestalteter Hexenbesen entwickelt;

dieser sieht dem schlanken, ziemlich regelmäßig gebauten, Kirschenhexenbesen ganz unähnlich.

Der Hexenbesen auf Pflaumen-Bäumen, der an einigen Orten bekanntlich sehr verbreitet ist, wird nach Sadebeck*) durch eine Exoascus-Art (Exoascus Insititiae, Sadeb.) hervorgerufen. deren Mycel in den inneren Geweben der Wirthspflanze lebt, während die Asken sich auf der unteren Epidermis der Blätter entwickeln.

Wir brauchen bei der Schilderung der Morphologie dieses Hexenbesens nicht zu verweilen, weil er in seinen allgemeinen Merkmalen sehr genau mit dem Kirschenhexenbesen übereinstimmt. Die Zweige der Pflaumenbaumhexenbesen zeigen deutlich negativ geotropische Krümmungen; sie sind länger und dicker als die normalen, die vorhandenen Basalanschwellungen sind jedoch nicht sehr auffallend. Die jüngeren Zweige entwickeln eine größere Zahl von Blattknospen, so daß ein Hexenbesen viel stärker wie normale Zweige verästelt ist. Die Zahl der entwickelten schlafenden Knospen ist sehr klein, wahrscheinlich wegen der geringen Zahl absterbender Zweige. Die Jahres-Triebe sind gewöhnlich kürzer und dünner wie die entsprechenden Triebe bei einem Kirschen-Hexenbesen, und der gesammte Hexenbesen ist, wie schon bemerkt, viel dichter zusammengewachsen.

Hexenbesen auf Alnus incana sind gewöhnlich nicht selten, wo Weiß-Erlen gefunden werden. Das Vorkommen dieses Hexenbesens wurde zuerst von v. Tubeuf**) veröffentlicht, und den Einwirkungen einer Exoascus-Art (Exoascus borealis, Johans.) zugeschrieben; später gelang es Sadebeck***) nach sehr sorgfältigen Untersuchungen des Pilzes sowohl als durch künstliche Infectionen nachzuweisen, daß der Hexenbesen von Alnus incana durch Einwirkungen von Exoascus epiphyllus. Sadeb., verursacht wird, so wie die Identität dieser Exoascus-Art mit dem Exoascus borealis von Johanson zu konstatiren. In der erwähnten Arbeit von Sadebeck sind mehrere typische Erlenhexenbesen, welche derselbe von Tubeuf aus München frisch erhalten hatte, abgebildet.

Hexenbesen auf Weiß-Erlen sind gewöhnlich verhältnißmäßig klein, und für das ungeübte Auge nicht sehr auffallend, aber sie zeigen doch alle diejenigen Merkmale, die wir bei den anderen schon betrachteten Hexenbesen gefunden haben. Die hypertrophische Beeinflussung zeigt sich in der Länge, der Dicke, den Basalanschwellungen, der negativen Geotropie der Hexenbesenzweige, in dem Mangel von Blüthensprossen und in dem etwas verschiedenen Aussehen und früheren Abfallen der Blätter. In jedem Fall befindet sich die erste Anschwellung eines Hexenbesens an der Stelle, wo die zuerst inficirte und zum Hexenbesen

*) Sadebeck; Kritische Untersuchungen üb. die durch Taphrina-Arten hervorgebrachten Baumkrankheiten. Hamburg 1890.

**) v. Tubeuf. Beiträge zur Kenntniß d. Baumkrankheiten. Berlin 1888.

***) Sadebeck. Krit. Untersuchung. (loc. cit. S. 23.)

ausgewachsene Knospe saß. Solche Infections-Stellen können auf End-Knospen wie auf Seiten-Knospen, an Längs-Trieben wie auf Kurztrieben gefunden werden; und von diesen Stellen aufwärts zeigt das ganze, von der infizirten Knospe entwickelte Zweig-System, Hexenbesen-Merkmale. Einige Eigenthümlichkeiten der Hexenbesen, verglichen mit den normalen Zweigen, können wir aus folgenden Analysen zweier Erlenzweige ersehen. Diese Zweige waren mehrjährige und trugen sowohl viele normale Jährlingszweige als auch mehrere junge Hexenbesen; dieselben wurden im Frühjahr 1894 abgeschnitten, und ich notirte, so lange sie frisch waren, die Zahl und Länge der Jährlingszweige, sowie die Zahl der etwas entfalteten Knospen. Alle Blattnarben, wo keine Knospen entwickelt waren, oder wo die Knospen sicher abgestorben waren, bezeichnete ich kurz als „Blattnarben".

Zweig A hatte:

10 Kurztriebe, jeder von weniger als 4 cm Länge und mit nur 1 Knospe,

5 normale Längstriebe:	1	=	4,5	cm	mit	1	Knospe	und 6 Blattnarben.
	1	=	5,	„	„	1	„	„ 4 „
	1	=	6,5	„	„	2	„	„ 4 „
	1	=	8,75	„	„	3	„	„ 4 „
	1	=	10,	„	„	4	„	„ 4 „
2 Hexenbesentriebe:	1	=	8,25	„	„	5	„	„ 4 „
	1	=	13,	„	„	5	„	„ 3 „

Zweig B hatte:

12 Kurztriebe, jeder von weniger als 2 cm Länge, und mit 1 Knospe,

1 normalen Längstriebe	=	6	cm	mit	3	Knospen	und 4	Blattnarben.
1 Hexenbesentriebe	=	9	„	„	4	„	„ 4	„
	=	11	„	„	5	„	„ 4	„

So findet in den Hexenbesen-Zweigen eine bestimmte durchschnittliche Vermehrung an Länge der Zweige und an Zahl der Knospen, die in diesem Jahre sich entwickeln, statt.

Negative Geotropie zeigt sich gewöhnlich sehr deutlich bei Erlen-Hexenbesen, insbesondere, wo die zuerst infizirte Knospe eine Seitenknospe war; in solchem Fall hängt der erste Ast des Hexenbesens mehr oder weniger von dem Mutter-Ast abwärts, und trägt ein System von Zweigen, die aufwärts bis zu einer beinahe vertical stehenden Richtung sich krümmen, während der Mutterast durch das Gewicht des Hexenbesens mehr oder weniger gebogen ist.

Die unbedeutende Größe des Erlenhexenbesens dürfen wir auch als ein besonderes Merkmal desselben bezeichnen; man sieht oft Bäume mit vielen Hexenbesen, aber bis jetzt habe ich keine sehr großen gesehen. Diese Kleinheit findet eine doppelte Erklärung, erstens in der Kurzlebigkeit der Zweige, zweitens in der sehr sparsamen Entwickelung von schlafenden Knospen. Sehr wenige Erlenhexenbesen werden älter als drei oder vier Jahre; es ist ihnen auch eigen, daß, wenn ein Absterben vorkommt, es sich selten nur auf Theile

der Zweige, wie z. B. bei Hexenbesen von Prunus Padus, beschränkt, sondern gleich bis zur Grenze von zwei Jahrestrieben sich erstreckt, und häufig stirbt der ganze Hexenbesen bis zu seiner Basis ab. Die toten Zweige brechen infolge ihrer Dünnheit und Sprödigkeit leicht im Sturme ab. Schlafende Knospen entwickeln sich nur in Fällen, wo ein Absterben der Zweige stattgefunden hat. Wo noch lebende Basalanschwellungen bleiben, da können sich an denselben eine oder mehrere schlafende Knospen entwickeln, wodurch ein neuer Hexenbesen entstehen dürfte.

Die Blätter von Weißerlen Hexenbesen lassen sich von den normalen dadurch unterscheiden, daß sie etwas größer und dicker sind, sowohl in der Blattspreite wie im Blatt-Stiel; sie sind nicht so glatt wie normale Blätter, sondern glanzlos und graulich infolge vieler feiner Runzeln und sehr feiner Haare. Die Blätter eines Hexenbesens entfalten sich später als die normalen; in dieser Hinsicht sind sie verschieden von den Blättern der Prunus-Arten-Hexenbesen. Im Mai dieses Jahres fand ich bei Hohenschwangau viele Erlenhexenbesen, auf welchen die Entfaltung der Knospen später als auf den gesunden Zweigen derselben Bäumen eingetreten war. Beobachtungen von Herrn Dr. v. Tubeuf bestätigen diese meine Erfahrung. Die Blätter der Hexenbesen fallen auch früher ab, wegen der Asken-Entwickelung auf ihrer Oberfläche, und der hierauf folgenden Abtrocknung.

Hexenbesen auf Birken. Auf den verschiedenen Birken-Arten kommen Hexenbesen nicht selten vor, doch sind bis jetzt die verschiedenen Ursachen derselben noch nicht mit Sicherheit bestimmt. Sadebeck*) giebt zwei Exoascus-Arten an, die Hexenbesenbildungen hervorrufen; Exoascus turgidus, Sadeb., der zum Theil die sehr großen Hexenbesen der Betula verrucosa erzeugt und Exoascus betulinus (Rostr.) Sadeb., der auf Betula pubescens und B. odorata hexenbesenartige Deformationen hervorruft. Ferner ist in Just's bot. Jahresbericht eine Bemerkung von Ormerod**) citirt, welcher die Hexenbesenbildung auf Angriffe von Milben auf die Knospen von Betula verrucosa (Betula alba L.) zurückführt. Auf diese verschiedenen Ursachen der Hexenbesen kann ich hier nicht eingehen, und werde ich mich auf die Betrachtung der verbreiteten Hexenbesen von Betula verrucosa, auf welchen das Vorhandensein eines Exoascus nachgewiesen ist, beschränken. Dieser Hexenbesen kann bis zu einem Meter Durchmesser erhalten. Seine compacte und vogelnest-ähnliche Erscheinung auf den Birken macht ihn sehr leicht bemerkbar. Das compacte Aussehen entsteht durch Entwickelung einer Menge von Zweigen aus nur einem oder wenigen Centralknoten. Wenn wir ein spezielles Objekt untersuchen, finden wir zunächst nur einen solchen Centralknoten an der Stelle der Knospe sitzend, von der der Hexenbesen stammt. In anderen Fällen entwickelt

*) Sadebeck. Monographie (loc. cit S. 2) S. 59—61.
**) Ormerod. Just's bot. Jahresberichte 1887 S. 514.

sich der Centralknoten auf der Basalanschwellung des ältesten Zweiges des Hexenbesens; von diesem Centralknoten gehen Zweige in alle Richtungen. Die Zahl der Zweige auf einer Centralanschwellung ist so groß, sogar bei kleineren Hexenbesen, daß sie nur aus der Massenentwickelung von schlafenden Knospen aus der Basis immer wieder von oben herab absterbender kleiner Triebe sich erklären läßt. In größeren Hexenbesen finden wir die nahe beisammen sitzenden Centralknoten, jeden mit seinem Systeme zahlreicher feiner Zweige. So bleibt der Hexenbesen dicht und compact. Die einzelnen Zweige sind kürzer als die normalen, aber viel dicker; wo ein Zweig auf dem Mutter-Aste sitzt, zeigt er eine bedeutende Anschwellung meist in Form einer Zwiebel, oder der Zweig wird nach und nach vom Gipfel bis zur Basis dicker; die Basalanschwellung ist sehr characteristisch bei diesen Hexenbesen. An Jährlingszweigen können im nächsten Jahre die Knospen zu Zweigen auswachsen; von den sekundären Zweigen können sich wieder andere entwickeln, aber man findet meistens, daß die Zweige jedes weiteren Jahres kleiner und kleiner werden, und daß endlich ein solches Zweigsystem bis zu der Central-Anschwellung abstirbt. Dieses Absterben von Zweigen trägt auch dazu bei, den Hexenbesen dicht und compact um einige wenige Centralknoten zusammen zu halten. Negative Geotropie zeigt sich natürlich, wo die Zweige so kurz bleiben und so dicht an einander gedrängt sind, nicht sehr auffällig.

In dem Birkenhexenbesen haben wir eine Deformation, die im allgemeinen an Gestalt und Aussehen bedeutend von den bis jetzt betrachteten Hexenbesen abweicht, aber doch sind bei ihm alle Merkmale der anderen Exoascus-Hexenbesen vorhanden. Einen Uebergang zu dieser Form von Hexenbesen findet man in jenen von Prunus Padus, wo ebenso wie bei der Birke, die Bildung eines compacten Hexenbesens durch Zweigabsterben und daraus folgender Entwickelung neuer Knospen veranlaßt wird.

Bezüglich der Blätter dieser Birkenhexenbesen möchte ich auf die Sadebeck'sche Monographie verweisen, woselbst sie ausführlich beschrieben sind.

Das Resultat unserer Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der oben beschriebenen Hexenbesen können wir trotz der Schwierigkeiten, die sich bieten, so lange wir nicht die Anatomie der Gewebe betrachtet haben, in folgende Sätze zusammenfassen: Der Exoascus hat auf die Knospen der Wirthspflanze einen Reiz ausgeübt, wodurch sich diese Knospen fast ausnahmlos in Laubtriebe entwickeln, welche rascher als normale Sprossen wachsen, Hypertrophie im Längen- und Dicken-Wachsthum, in vermehrter Knospenbildung und negative Geotropie zeigen. Die Einwirkungen des Pilzes erweisen sich am stärksten in den Geweben der Zweigbasis und verursachen hier Anschwellungen. Daß die Gewebe der hypertrophirten Sprosse unvollkommen entwickelt sind, werden wir später finden; infolgedessen ist auch ein Absterben der hypertrophirten Sprosse häufig, was wieder die Entwickelung von schlafenden Knospen zur Folge hat.

Diese ganz verschieden gestalteten Hexenbesen, für jede Holzart und Exoasceen-Art constant, sind alle durch die hier geschilderten Verhältnisse zur Ausbildung gelangt.

Anatomie der Hexenbesen.

In diesem Abschnitte haben wir die Anatomie der Gewebe der Hexenbesen, deren Morphologie wir schon betrachtet haben, zu untersuchen, und zwar von Prunus Cerasus, P. Padus, P. domestica, Alnus incana und Betula verrucosa. Mit ihnen wurden die auf anatomische Verhältnisse untersuchten normalen Zweige, die bezüglich des Alters und ihrer Stellung im Ast-System ihnen gleich zu stellen waren, verglichen. Wo das Material es erlaubte, wurden die Schnitte von Zweigen desselben Baumes genommen, und zwar wurden die gesunden Triebe natürlich an Stellen abgeschnitten, die durch die erkrankten Zweige sicher nicht beeinflußt waren. Die Untersuchung wurde an allen den obengenannten Bäumen vorgenommen, aber sie ergab bezüglich der normalen Verhältnisse der Zweige, wie auch der durch die Parasiten hervorgebrachten Veränderungen im Wesentlichen so übereinstimmende Resultate, daß der Zweck dieser Arbeit schon erreicht ist, wenn nur eine dieser Baumarten im Detail betrachtet wird und die Uebrigen mit ihr dann verglichen werden. Ich habe Alnus incana herausgegriffen wegen der Menge von Material, das mir zu Gebote stand und wegen der besonders deutlichen Entwickelung der verschiedenen Hexenbesen-Merkmale, die es zeigte.

Die obenerwähnten Hexenbesen können in zwei Gruppen getheilt werden; die erste umfaßt die Hexenbesen der Kirsche, Traubenkirsche und Zwetsche, in denen das Exoascus-Mycel sich in dem inneren Gewebe vorfindet; die zweite jene der Erle und Birke, in denen das Mycel nur unter der Cuticula der Epidermiszellen vorkommt. Das Vorhandensein eines inneren Mycels bei den genannten Rosifloren ist von mehreren Beobachtern, nämlich von Rathay, Kutsomitopulos und Sadebeck beschrieben worden und ist leicht in den Geweben der jüngeren Zweige und Blätter zu finden. Kutsomitopulos*) sagt: „Das Mycelium bewohnt in den Vegatationsorganen intercellular das Parenchym der primären Rinde, des Markes und der Markstrahlen, das Cambium, das primäre und secundäre Phloem und das Holzparenchym.“ Die Einwirkung des Mycels, welches Verdickung und Schichtung der von ihm berührten Zellwände der Wirthspflanze verursacht, ist bereits von Rathay**) beschrieben. Das Fehlen eines inneren Mycels bei der anderen Gruppe von Hexenbesen, giebt Sadebeck***) an, der es trotz eifrigen Suchens an keiner

*) Kutsomitopulos. Beitrag z. Kennt. d. Exoascus d. Kirschbäume. Sitzungsber. d. phys.-med. Soc. Erlangen. 1882.

**) Rathay. Üb. Kirsch-Hexenbesen, S. 11. (loc. cit. S. 14.)

***) Sadebeck. Monographie S. 27 (loc. cit. S. 2).

anderen Stelle der erwachsenen Zweige oder der Blätter fand, außer in der subcuticularen Schichte der Epidermiszellen. Bei meiner Untersuchung verglich ich die mycelenthaltenden Gewebe der Kirsche sehr genau mit entsprechenden Geweben von Alnus-Hexenbesen. Ich konnte aber keinen weiteren Unterschied in den Einwirkungen des Pilzes bei beiden Wirthspflanzen finden, als daß die Zellenwände der Kirsche-Gewebe verdickt waren. Thatsächlich sind die Einwirkungen bei den Exoascus-Arten auf die verschiedenen Gewebe ihrer Wirthspflanzen einander so ähnlich, daß man vom anatomischen Standpunkt aus, auch bei Alnus das Vorhandensein eines inneren Mycels, wie bei Prunus-Arten, erwarten mußte, doch fand ich niemals ein solches vor.

Ein normal erwachsener junger Zweig von Alnus incana, — und von obengenannten Bäumen überhaupt — zeigt folgende Gewebe: Einen äußeren braunen Kork, bestehend aus mehreren Schichten leerer Zellen mit verdickten verkorkten Wandungen. Das Phellogen bildet auch ein ganz dünnes Phelloderm von ein oder zwei Zellenschichten. Das äußere Rinden-Parenchym ist ein collenchymatisches Gewebe, dessen Zellen Protoplasma und Chlorophyll enthalten; dieses geht über in das innere, lockere Parenchym von größeren Zellen, die auch Protoplasma enthalten, mit vielen Krystall-Drusen, aber wenig oder kein Chlorophyll. Im Längs-Schnitt sind die Zellen länglich eckig und unter einander in Reihen geordnet. Die primären Bast-Faser-Bündel bilden einen etwas unterbrochenen Ring, dessen Zwischenräume gewöhnlich mit dickwandigen Sklerenchymzellen erfüllt sind. Das Phloem besteht aus Siebröhren, Parenchym, Rindestrahlenzellen und gekammerten Fasern, die Reihen von Krystallen enthalten. Das Holz (Xylem) besteht aus Gefässen, Tracheiden, Holzfasern, Holzparenchym und zuweilen auch Faserzellen. Die Markstrahlen sind zahlreich und selbst in dem älteren Holze meist nur eine Zelle breit, außer bei Prunus-Arten, bei denen die Strahlen mehrere Reihen von Zellen breit sind. Das Mark ist bei Alnus dreieckig und sowohl hier, wie bei den Prunus-Arten besteht es aus einem äußeren dichten Gürtel von dickwandigen getüpfelten, isodiametrischen Zellen, welche Reserve-Stärke enthalten und aus einem lockeren centralen Gewebe von größeren, dünnwandigen, gleichfalls getüpfelten Zellen, welche wenig oder keine Stärke aber viele Krystalle zeigen. Bei Betula ist das Mark homogen, durch und durch mit Stärke gefüllt, und hat nur wenige Krystalle.

Wenn wir zunächst die Aeste und Zweige betrachten, welche Hypertrophie durch Einwirkungen von Exoasceen zeigen, so ist die Untersuchung ziemlich erschwert, weil die Veränderungen, wenn auch viele Abweichungen von dem normalen Bau der Zweig-Gewebe vorkommen, keine sehr auffallenden sind. Der Pilz zerstört weder das Gewebe, noch verursacht er Neubildungen; alle Abweichungen der Hexenbesen von den normalen Zweigen sind vielmehr die Folge von beschleunigtem oder zurückgehaltenem Wachsthum des befallenen

Baumes und man findet alle Uebergänge von normalen zu veränderten Geweben, so daß es oft schwierig zu sagen ist, wo die Hypertrophie anfängt. Hexenbesen-Zweige zeigen Abweichungen je nach ihrer Stellung auf dem Zweig-Systems des Mutter-Astes, je nach der Lebensfähigkeit des Baumes, und dem Vorhandensein anderer Factoren, welche das Wachsthum der normalen Zweige beeinflussen. Selbst innerhalb derselben Zweige sind Verschiedenheiten zu konstatieren. Diese sind umso größer, je näher der Anschwellung die Schnitte genommen werden; die größten Abweichungen jedoch sind in der Anschwellung selbst vorhanden. Trotz solch großer Schwankungen giebt es eine Reihe von ziemlich constanten Veränderungen in verschiedenen Geweben der Zweige und Aeste, die immer mehr oder weniger bei den Hexenbesen-Deformationen vorhanden sind. Wir werden diese Verhältnisse bei der jetzt folgenden Behandlung einzelner Hexenbesen näher betrachten.

Die Epidermis eines einjährigen Hexenbesenzweiges, z. B. der Erle, ist gewöhnlich heller an Farbe und weniger glatt und leicht gerunzelt, es treten ferner auch die Lenticellen deutlicher hervor, als bei einem normalen Zweige. Wenn man die Kork-Schicht eines solchen Jährlings-Zweiges untersucht, so findet man, daß dieselbe ungefähr die gleiche Zahl von Zellen-Schichten zeigt wie bei normalen Zweigen, es sind aber die Zellen besonders im Radial-Durchmesser vergrößert, die Wandungen sind dünner und nur in den äußeren Korkzellen gebräunt, während die inneren Korkzellen farblose Wandungen und protoplasmatischen Inhalt zeigen. Die Zellen, welche die Lenticellen bilden, werden größer, und liegen nicht so dicht aneinander. Gegen die Basalanschwellungen zu ist die Korkhaut häufig zerrissen, und dann findet secundäre Korkbildung statt; hiedurch und durch das abgetrocknete Rindenparenchym entstehen die rauhen runzligen Narben häufig an Hexenbesen, wie sie bei dem auf der Tafel abgebildeten zu sehen sind. Auf die inneren Korkzellen folgten die protoplasmareichen Zellen eines Phelloderms, welches in Hexenbesenzweigen gewöhnlich besser ausgebildet ist wie in normalen Ästen.

Das Rinden-Parenchym. Wenn man nach der Ursache der Verdickung eines Hexenbesenzweiges sucht, findet man, daß sowohl die Rinde wie der Holzkörper sich verdickt,*) und den gesteigerten Zuwachs veranlaßt hat.

*) Wir führen folgendes nach Rathay, üb. Kirsch.-Hexenbesen (loc. cit. S. 7) an:

	Mutteräste der Hexenbesen	Axenbasen der Hexenbesen	Mutteräste der Hexenbesen	Axenbasen der Hexenbesen	Mutteräste der Hexenbesen	Axenbasen der Hexenbesen
	Zahl der Jahresringe		Größte Dicke d. Rindenringes		Größter Durchmesser d. Holzkörpers	
A	20	19	2,5 mm	5,5 mm	26 mm	38,5 mm
B	19	18	2,0 „	3,5 „	31 „	40 „
C	10	9	1,5 „	3,5 „	25 „	30 „
D	11	10	1,5 „	5,0 „	13 „	16 „

In den Basalanschwellungen ist die Rinde verhältnißmäßig mehr verdickt als der Holzkörper, und zwar hauptsächlich durch Zunahme des Rindenparenchyms. In dem oberen Theil eines Hexenbesenzweiges ist eine äußere und innere Rindenparenchym-Zone noch zu unterscheiden; bei den Anschwellungen aber verschwindet fast jeglicher Unterschied derselben. In beiden Zonen haben die Zellen sowohl an Größe als Zahl zugenommen, sie haben im Querschnitt ein runderes und weniger ovales Lumen, im Längsschnitt nehmen sie mehr eine gerundete Form an und verlieren ihre Anordnung in Längsreihen.

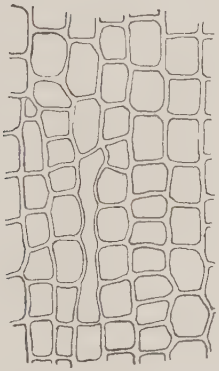


Fig. 1.
Längsschnitt durch normales Rinden-Parenchym eines jungen Zweiges von Alnus incana.

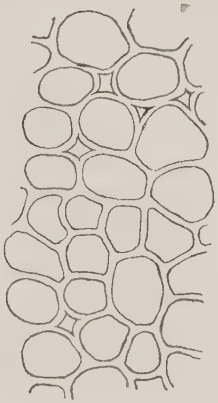


Fig. 2.
Längsschnitt durch das Rinden-Parenchym eines jungen Hexenbesenzweiges derselben Pflanze bei gleicher Vergrößerung.

Die Zellen enthalten Protoplasma, die äußere Zone Chlorophyll, die innere dagegen wenig oder keines; die Krystalle haben sich merklich vermehrt.

In den Basalanschwellungen von Prunus Padus fand ich in den Zellen des Rindenparenchyms noch einen rosarothen Saft, den ich in dem normalen Zweige nicht konstatieren konnte.

Die Gefäß-Bündel. In den Basal-Anschwellungen wird der Gefäß-Bündel-Ring mehr oder weniger durch die primären Markstrahlen unterbrochen, weil gerade in dieser Gegend die Markstrahlen oft eine beträchtliche Größe erreichen und Strecken von großzelligem Parenchym vom Mark bis zur Rinde bilden. Sie breiten sich mit jedem Jahre mehr aus, so daß sie schließlich wie Keile von der Rinde zum Marke eingelagert sind. (Siehe Figur 3 S. 25.) Im Tangential-Schnitte erscheinen diese großen Strahlen als ovale oder runde Gruppen von getüpfelten Zellen zwischen dem Netzwerk der Gefäß-Bündel, in deren Anordnung sie eine beträchtliche Verschiebung hervorrufen. In dem oberen Theile der Zweige sind die Primär-Markstrahlen nicht so groß, so daß die Gefäß-Bündel normaler angeordnet sind und sich zu einem geschlossenen Ringe vereinigen. Dieselbe auffallende Vergrößerung der Markstrahlen wird

auch nach Wörnle*) in Anschwellungen der Juniperus-Arten durch Gymnosporangien hervorgerufen, und zwar in noch größerem Grade wie hier.

Die Sklerenchym-Bast-Scheide zeigt sich in dem oberen Theile des Zweiges als ein mehr oder weniger geschlossener Ring von Bastfaserbündeln mit dazwischen liegenden Sklerenchym-Zellen, ebenso wie im normalen Zustande. Näher der Anschwellung sind die Faser-Bündel mehr von einander getrennt, die einzelnen Bündel werden kleiner und bestehen aus weniger Fasern bis zu einem Stadium, wo sie ganz und gar fehlen; auch werden die Fasern kürzer und ihre Wandungen sind weniger verdickt. Die Sklerenchym-Zellen zwischen den den Gefäßbündeln vorgelagerten Faserbündeln vermehren sich in der Anschwellung, sie bilden jedoch nie einen geschlossenen Ring, so daß die dünnwandigen Zellen des Rindenparenchyms zwischen ihnen bis zum Bast eingelagert sind. Die Sklerenchym-Zellen sind größer, haben dünnere Wandungen und ein größeres Lumen, wie die entsprechenden normalen Zellen.

Das Phloem zeigt außer der Sklerenchymscheide keine sehr auffallenden Veränderungen. Der ganze Bast hat sich erweitert und dies hat hauptsächlich seine Ursache in der Vermehrung des Parenchyms und zwar besonders der Rindestrahlen. Letztere beginnen am Cambium als Fortsetzungen der Holzmarkstrahlen und bestehen aus Zellen, die sich durch ihre Größe und ihren geringen Inhalt von den Uebrigen unterscheiden. Gegen die Sklerenchym-Scheide zu werden die Rindestrahlen breiter und ihre Zellen nehmen an Größe zu; da, wo die Scheide unterbrochen ist, gehen die Rindestrahlen-Zellen allmählich in die äußeren Rindenparenchym-Zellen über. Die engeren Elemente des Phloems sind auf die Nachbarschaft des Cambiums beschränkt und erscheinen im Längs-Schnitte als Massen von parallel-laufenden Elementen mit reichlichem protoplasmatischen Inhalt, getrennt durch großzellige Rindestrahlen mit wenig Protoplasma. Unter den Phloem-Geweben zeigen die parenchymatischen Elemente eine Zunahme an Größe; auch die gekammerten Krystall-Fasern sind deutlich vermehrt.

Der Holzkörper zeigt besonders viele interessante Einwirkungen der Exoasceen. Was zunächst die Vertheilung von Tracheen und Holzfasern betrifft, so müssen wir sie mit Rücksicht auf die zwei Hauptfunctionen des Holzes, die Wasserleitung und die Festigung durch mechanische Gewebe betrachten. Diese Verhältnisse lassen sich am besten an dem Holzkörper älterer Hexenbesen studieren, so z. B. an solchen von Prunus-Arten, die ja ein höheres Alter erreichen. Nach Untersuchung von Schnitten durch den Holzkörper mehrerer Hexenbesen fand ich häufig folgende Erscheinung: Im ersten Jahre bildet sich ein breiter Jahresring, welcher aus vielen Tracheen und wenig Holzfasern besteht; dann folgt eine Periode von mehreren Jahren mit engeren Ringen, die auch hauptsächlich aus Tracheen bestehen, aber eine, wenn auch eine ver-

*) Wörnle: loc. cit. S. 7 des Sep.-Abdr.

hältnißmäßig geringe, Vermehrung von Holzfasern zeigen, mit schwach ausgesprochener Herbstgrenze, so daß die Jahresringe schwer zu erkennen sind. Wo der untersuchte Zweig älter als etwa 7 Jahre ist, können wir eine weitere Periode unterscheiden, in welcher die Jahresringe breiter wurden, mit einer engen und deutlich abgegrenzten Zone im Frühjahrsholz, hauptsächlich aus weiten Tracheen bestehend, und einer breiteren Herbstzone von Holzfasern mit wenigen engen Tracheen. Schnitte durch den Mutter-Ast aus der Nachbarschaft des Hexenbesens zeigen die gleiche Vertheilung von Tracheen und Holzfasern in den entsprechenden Jahresringen wie oben beschrieben. Selbstverständlich sind jedoch die ersten Jahresringe normal mit deutlich sichtbaren Herbstzonen. Zur Erläuterung des Gesagten gebe ich folgende Messungen eines Kirschenhexenbesens; dieselben wurden 1. am Mutter-Ast 5 cm unter der Hexenbesen-Anschwellung; 2. an der Basis derselben, 3. an einem Hexenbesen-Hauptzweig oberhalb der Anschwellung vorgenommen.

Radius der Holzfasern-Periode	Radius der Tracheen-Periode	Radius der normalen Periode
1. 7 Jahre = 3,45 mm	6—8 Jahre = 1,63 mm	2 Jahre = 1 mm.
2. 7 „ = 4,62 „	5 „ = 1,90 „	— —
3. 7 „ = 4,17 „	5 „ = 1,56 „	— —

Die obengezeigte Vertheilung der Tracheen und Holzfasern in Perioden ist ziemlich allgemein in Hexenbesen-Zweigen von Prunus-Arten. Beim gesunden Ast haben die ersten Jahre auch viele Tracheen und wenige Fasern, in späteren Jahren aber bildet sich eine regelmäßige Frühlingszone mit weitlumigen Tracheen und eine Sommerholzzone mit englumigen Organen. Das Vorhandensein so vieler Tracheen in den früheren Jahresringen weist auf die Zufuhr eines großen Wasser-Stromes hin, während in der späteren Periode der Hexenbesen das Bau-Material zur Bildung von Holzfasern, die ohne Zweifel durch das rasch zunehmende Gewicht des Hexenbesens nöthig wurden, benützt worden ist.

In dem kurzlebigen Erlen-Hexenbesen zeigt der Holzkörper natürlich nur wenige Jahresringe. Zahlreiche Untersuchungen ergaben, daß die ersten zwei Jahresringe eines Hexenbesenzweiges breit sind und hauptsächlich aus Tracheen mit weitem Lumen bestehen; der dritte Jahresring ist ebenfalls breit, aber die weit-lumigen Tracheen sind auf das Frühlingsholz beschränkt, während Holzfasern und engere Tracheen eine äußere Zone bilden; mit jedem folgenden Jahre werden die Ringe schmäler und bestehen aus einer inneren schmalen Frühjahrszone mit weiten Tracheen, und einer Herbst-Zone von engen Elementen.

In dem Birken-Hexenbesen stirbt die größere Anzahl der Zweige, wie schon erwähnt, nach wenigen Jahren ab; der erste Jahresring solcher Zweige ist breiter als ein entsprechender Jahresring beim gesunden Ast und besteht hauptsächlich aus Tracheen mit weitem Lumen; die äußeren Jahresringe sind niemals breit und werden jedes Jahr schmäler. In den Zweigen,

welche Centralanschwellungen tragen und viele Jahre leben, sind die Ringe nach dem ersten Jahr stets schmal.

Wo die Zweige eines Hexenbesens stark negativ geotropische Krümmungen zeigen (wie in Tafel III), wurde gewöhnlich das Mark in einer excentrischen Lage gefunden, die durch ungleiche Verdickung des Holzringes verursacht ist. Als einfachste Fälle erschienen die, wo der gekrümmte Zweig zuerst abwärts hängt und sich dann aufwärts biegt. Die ungleiche Dicke des Holzrings war am auffallendsten an den scharfgekrümmten Stellen. Der größte Zuwachs erfolgt hier auf der Oberseite des Astes oberhalb des horizontalliegenden Markes. Er wird besonders durch Holzfaser-Vermehrung in den späteren Jahresringen hervorgebracht. Dies erklärt sich von selbst, indem ein vielverzweigtes Hexenbesen-Zweigsystem eine ganz bedeutende Last für seinen Ast ist, welcher es tragen muß. Die dem Hexenbesenzweige eigenen scharfen Krümmungen werden die vorhandenen Spannungen noch verstärken, besonders am Ort der Krümmung selbst, so daß ein Bruch erfolgen würde, wenn nicht besondere Vorkehrungen dagegen getroffen wären in Gestalt von vermehrten mechanischen Geweben (d. h. Holzfasern).

Hier ist es bemerkenswerth, daß ich in dem Holzkörper bei Kirschenhexenbesen eine Gummibildung fand, häufiger wie bei den normalen Zweigen. Dieselbe kommt hauptsächlich in der Frühjahrs-Holzzone und zwar in mehreren Jahren vor; so fand ich z. B. in der Kirschenhexenbesen-Anschwellung, von der die Messungen auf Seite 23 angegeben waren, daß acht von den vorhandenen 12 Jahresringen Gummibildung zeigten. Diese pathologische Erscheinung kommt nicht selten auch auf normalen Kirschenbäumen vor und war schon Gegenstand mehrerer Untersuchungen. Frank*) behandelt diese Frage und führt für die Gummibildung verschiedene Ursachen, hauptsächlich Verletzungen der Bäume an.

Markstrahlen. Wir haben schon auf die Störung des Gefäßbündelrings durch dieselben hingewiesen. Bei Untersuchung eines Querschnittes an einem Hexenbesenzweig sind die Markstrahlen wegen ihrer Vermehrung und Vergrößerung im Vergleich zu den normalen sofort auffallend. Fig. 3 stellt ein Lupenbild eines Schnitts durch den Holzkörper eines Mutteraſtes nahe der Hexenbesen-Anschwellung dar; in dem ersten Jahresring sind die Markstrahlen größtenteils einzellig und normal; im zweiten werden die Strahlenzellen größer und in jedem folgenden Jahre nehmen die Markstrahlen rasch an Breite zu, besonders in der Frühjahrs-Holzzone. Die Vergrößerung der Hexenbesen-Markstrahlen findet jedoch mehr infolge von Vergrößerung der Zellen als durch Vermehrung der Zell-Reihen statt. Bei den Basalanschwellungen, wo die Markstrahlen am breitesten sind, bestehen sie natürlich aus mehreren Zellreihen; dagegen besitzen die Markstrahlen oberhalb der Anschwellung gewöhnlich

*) Frank. Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau 1881.

die normale Zahl von Zellreihen, und die Zellen sind sichtlich vergrößert wie Figur 4, 5, 6 und 7 zeigen. Die Zellen sind runder und breiter, so daß sie gegen die Wände der benachbarten Elemente drängen und diese verbiegen.

Der Vergrößerung der Markstrahlen eines Hexenbesenzweiges müssen wir größtentheils die Zunahme des ganzen Holzkörperdurchmessers zuschreiben. Wir haben darauf bereits hingewiesen, daß sowohl Holzkörper als Rinde zu der vermehrten Dicke eines hypertrophirten Zweiges beitragen; die einzelnen Holzelemente zeigen keinerlei auffallende Zunahme weder in Größe noch an Zahl. Die Vergrößerung des Holzkörpers entsteht vielmehr nur infolge der Erweiterung des Marks und der Markstrahlen; diese müssen natürlich durch ihre Größe und in dem sie sich zwischen die Holzelemente drängen, den Durchmesser des Holzkörpers vergrößern.

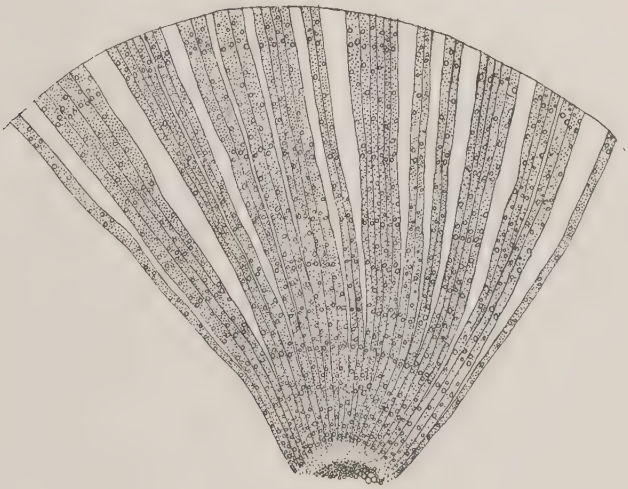


Fig. 3.

Querschnitt durch den Trag-Ast eines Hexenbesens von Prunus domestica. Die stark entwickelten Markstrahlen sind weiß gelassen. Nähere Erklärung im Texte. (Lupenvergrößerung.)

Die Holzelemente. Im Vergleich zu den normalen Zweigen zeigen die Hexenbesen wenig Abweichungen, es deuten diese jedoch zur Genüge an, daß die Exoasceen eine vermehrte Cambial-Thätigkeit und eine unvollkommene Ausbildung der Elemente bewirken. Protoplasma haltende Elemente sind viel häufiger; so ist es leicht an frisch geschnittenen Zweigen z. B. von Alnus incana zu beobachten, daß die Schnitt-Fläche eines Hexenbesenzweiges viel rascher braun wird als die eines normalen Astes. Genauere Untersuchung läßt dies auf das Vorhandensein vieler Protoplasma enthaltenden Zellen, und zwar nicht nur der Markstrahlen, sondern auch des Holzparenchyms zurückführen. (Figuren 4 und 5).

Das beste Bild der verschiedenen Veränderungen des Holzes geben tangentiale

Längsschnitte, wie Figur 6 und 7 an Birkenzweigen zeigen. Ein Schnitt führt durch einen verdickten, hypertophirten Zweig oberhalb der Basalanschwellung, der andere durch einen gesunden, ihm entsprechenden Zweig. In diesem Theile sind die Markstrahlen nur einzellig sowohl im normalen als im Hexenbesenzweig, aber in letzterem sind die Markstrahlen vermehrt, und ihre Zellen breiter und runder, so daß sie mehr oder weniger Krümmung der sonst parallel laufenden Holzelemente verursachen. Das Holzparenchym ist gleichfalls vermehrt, es läßt sich jedoch im Tangential-Schnitte nicht leicht auf der einen Seite von Markstrahlenzellen, auf der anderen von gefächerten Holzfasern unterscheiden. Die Holzfasern im Hexenbesenzweige verändern sich in zweierlei Weise, erstens werden die Fasern kürzer und ihre Wände dünner,

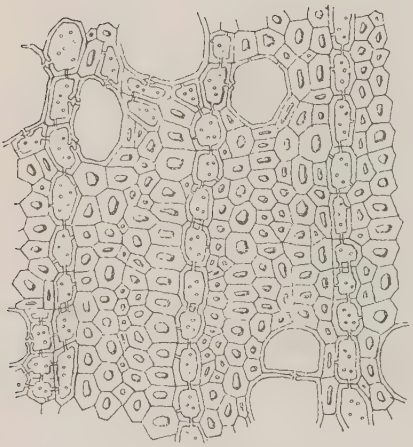


Fig. 4.
Querschnitt durch normales Holz eines mehrjährigen Kirschenzweiges; die Parenchymzellen sind getüpfelt.

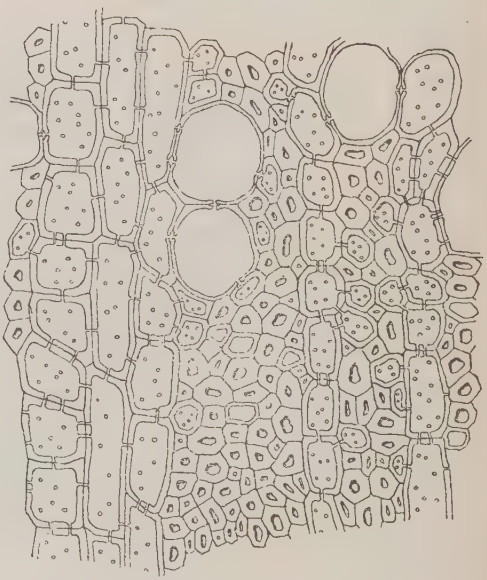


Fig. 5.
Querschnitt durch einen gleichaltrigen Hexenbesenzweig bei gleicher Vergrößerung. Das Parenchym ist vermehrt und die Markstrahlzellen sind vergrößert.

zweitens werden gefächerte Fasern viel häufiger wie bei normalem Holze; besonders an der Birke sind gefächerte Fasern vorhanden, sie sind kurz, ihre Wandungen sind nur wenig verdickt und haben wenig schräge Tüpfel, so daß sie sich nur schwer von Holzparenchym unterscheiden lassen. Die Tracheen sind verkürzt und ihr Verlauf ist häufig durch Markstrahlen gestört, so daß die Gefäß-Glieder nicht eine verticale Röhre bilden, sondern seitliche Verschiebungen zeigen, gänzlich abweichend von dem normalen geraden Bau. Die Tracheen-Wandungen sind dünner, aber sie behalten noch ihre Tüpfel und andere Differenzirungen der Membran.

Diese Veränderungen des Holzkörpers kommen in sehr verschiedenen Graden vor, je nach der Baum-Art und nach der Schnittfläche, sie sind am ausgesprochensten in den Basalanschwellungen, finden sich jedoch mehr oder weniger durch den ganzen Zweig.

In Hexenbesenzweigen von Alnus, Betula und Prunus domestica wurden Zellgänge, wie sie De Bary*) beschrieb, gefunden; ob dieselben jedoch an Zahl und Größe von jenen, welche in normalen Zweigen vorkommen, verschieden sind, wurde in vorliegender Arbeit nicht untersucht. Sie kommen an

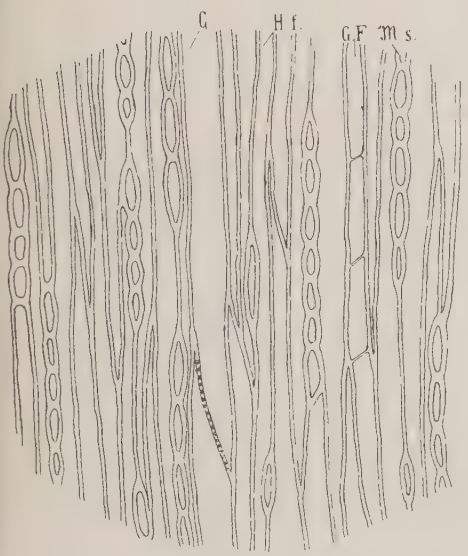


Fig. 6.
Tangential-Längsschnitt durch normales Holz eines zweijährigen Zweiges von Betula verrucosa.
G. = Gefäße. Hf = Holzfasern. Gf. = gefächerte Holzfasern. Ms. = Markstrahlen.

Fig. 7.
Tangential-Längsschnitt aus einem gleichaltrigen Hexenbesenzweig, bei gleicher Vergrößerung. Erklärung im Texte.

der Frühjahrsgrenze der Jahresringe sowohl auf Hexenbesenzweigen wie auf dem Mutterast vor.

Das Mark hat sich, wie schon erwähnt, am Hexenbesenzweige mehr oder weniger vergrößert, je nach der Stärke der Hypertrophie. In Hexenbesenzweigen sind die Markzellen vergrößert, behalten jedoch noch ihre Wandverdickung, obgleich in vermindertem Grade.

Die Blätter der Hexenbesen zeigen geringe Abweichung von dem normalen Blatt-Bau. Alle normalen Gewebe finden sich vor. Das Mesophyll aber bleibt in einem jugendlichen Zustande und wird nicht in Palisaden- und Schwammparenchym differenzirt; die Zellen sind fast kugelförmig und haben

*) De Bary, Vergleichende Anatomie S. 494 (Engl. Ausgabe).

nur kleine Intercellularräume. In den Blattstielen und Nerven behalten die normalen Gewebe ihre Anordnung, aber die parenchymatischen Elemente sind vergrößert.

Zusammenfassung

der anatomischen Veränderungen der durch Exoasceen hervorgerufenen Hexenbesen.

Die mit normalen Zweigen verglichenen Hexenbesen-Zweige zeigen Folgendes:

Sowohl Rinde als Holzkörper nimmt an Dicke zu, aber die Rinde ist verhältnißmäßig mehr verdickt als der Holzkörper.

Die Korkzellen sind etwas vergrößert und behalten ihre Protoplasma länger.

Das Phelloderm ist stärker entwickelt.

Das Hypoderm ist jenes Gewebe, welches am meisten zu der vermehrten Dicke der Rinde beiträgt. Seine Zellen sind vermehrt und die normale Anordnung derselben in den Längsreihen verliert sich.

Der Sklerenchym-Ring. Die primären Bastfaserbündel werden kleiner und mehr oder weniger von einander getrennt; in den Anschwellungen können sie ganz und gar fehlen. Die Bastfasern selbst werden kürzer, mit weniger dicken Wandungen wie bei normalen. Sklerenchymzellen bilden sich in großer Menge, sie sind vergrößert, haben aber dünnere Wandungen.

Das Phloem nimmt hauptsächlich zu durch Vergrößerung und Vermehrung der Rindestrahlen. Andere Elemente können im Durchmesser etwas größer werden. Die Krystalle sind vermehrt.

Der Holzkörper ist im Durchmesser durch Vermehrung und Vergrößerung seiner Elemente und ganz besonders des Marks und der Markstrahlen vergrößert. Tracheen sind vermehrt und ihre Glieder sind verkürzt. Holzfasern haben dünnere Wandungen, weiteres Lumen und sind häufig gefächert. Der Verlauf der Längselemente ist durch die vergrößerten Markstrahlen gestört.

Wir können jetzt die verschiedenen Thatsachen der letzten zwei Kapitel zusammenfassen und prüfen, in wie fern Abweichungen in der Anatomie der Hexenbesen die morphologischen Merkmale derselben erklären können. Bei jedem Hexenbesen fanden wir eine Hypertrophie durch den Reiz des Exoascus hervorgerufen; dieselbe äußert sich in folgender Weise:

A. durch anatomische Abweichungen in den Geweben der Wirthe
   a. in vermehrten und vergrößerten Elementen.
   b. in unvollkommener Ausbildung der Elemente.

B. morphologisch in den schon Seite 11 angegebenen Merkmalen.

Die Zunahme an Länge und Dicke der Hexenbesenorgane wird hauptsächlich durch Vermehrung und Vergrößerung der parenchymatischen Gewebe verursacht und zwar besonders des Markes, der Mark- und Rinde-Strahlen und des Rindenparenchyms. Diese Gewebe entsprechen sehr genau denjenigen, in welchen Kutsomitopulos und Rathay Exoascus-Mycel in Kirschbaumhexenbesen beobachteten; ich fand die Veränderungen nicht nur bei den Hexenbesen der Prunus-Arten, sondern auch eben so deutlich bei Alnus und Betula, wo Mycel im inneren Gewebe nicht bekannt ist. Die Bildung der Basalanschwellung ist offenbar auf eine durch Pilz-Reiz hervorgerufene Hypertrophie der sehr jungen Gewebe zurückzuführen. Das Vorhandensein von Basalanschwellungen in Verbindung mit dem Vorkommen eines weniger veränderten Zustandes der Gewebe in den oberen Theilen der Hexenbesenzweige deutet auf einen ähnlichen Zustand hin, wie er im Zusammenhang mit anderen parasitischen Pilzen z. B. Melampsora Goeppertiana*) gefunden wird; hier verursacht das Vorhandensein des Pilz-Mycels in einem Sproß eine starke Hypertrophie der Rindenzellen von jugendlichen Trieben, aber auf dieselben Gewebe in ausgewachsenem Zustand kann das Mycel keinen Einfluß mehr ausüben; das Pilz-Mycel verbreitet sich durch die Gewebe langsamer als der Trieb selbst wächst, so daß die Rindenzellen gegen den Gipfel des Triebes zu ihr Wachsthum vollendet haben ehe das Mycel hinzutritt; infolge dessen ist die Zweigbasis sehr verdickt, während der Gipfel äußerlich ganz normal aussehen kann. Bei den Exoasceen, die wir jetzt betrachten, ist der Verlauf eines Mycels nicht so leicht zu verfolgen, aber das Vorhandensein eines perennirenden Mycels in den Knospen ist von Anderen konstatirt worden und wir können annehmen, daß dieses Mycel einen hypertrophischen Einfluß auf die sehr jungen Gewebe der Zweig-Basis ausübt. In der späteren Betrachtung der Einwirkungen von Exoascus Pruni und Ex. deformans werden wir finden, daß das Mycel eine sehr starke Hypertrophie erzeugt, nicht nur auf die Gewebe der Zweigbasis, sondern auch des ganzen Sprosses.

Auf die unvollkommene Ausbildung der Hexenbesengewebe muß man das Absterben so vieler junger Zweige der Hexenbesen zurückführen. Die dünnwandigen Korkzellen, das lockere und protoplasmareiche Rindenparenchym und die schwache Ausbildung anderer Gewebe scheint das leichte Absterben der Zweige im Winter zu verursachen.

Infolge des Absterbens von Zweigen erfolgt die Entwickelung von schlafenden Knospen an den Zweigen, gerade wie sich solche nach Verletzung normaler Zweige entwickeln.

Die eigenthümlichen Abwärts-Krümmungen von Hexenbesenzweigen gegen deren Basis hat auch ihre Ursache in der unvollkommenen Ausbildung der Gewebe. Später werden wir ein Beispiel von Hypertrophie von Zweigen der

*) Hartig, R. Lehrbuch der Baumkrankheiten. I. Aufl. S. 57. Berlin 1882.

Alnus glutinosa, hervorgerufen durch Exoascus Tosquineti betrachten; diese zeigt gesteigertes Wachsthum an Länge und Dicke, sowie vermehrte negative Geotropie, aber weder Basalanschwellung noch Krümmung ist zu finden; die Anatomie der Zweige zeigt den Sklerenchymring wohl ausgebildet und die Holzringe früherer Jahre mit ziemlich vielen Holzfasern, einen gänzlich verschiedenen Zustand von jenem derselben Gewebe in den Hexenbesenzweigen. Auf Hexenbesen findet man auch Zweige z. B. jene auf Tafel III als 1892 bezeichneten, die keine Basalkrümmung aufweisen. Dies zeigt auch, daß Hexenbesenzweige zuerst gerade aufwärts wachsen, daß aber das Gewicht der Zweige selbst und ihrer Blätter eine Krümmung der Zweige verursacht, und zwar besonders da, wo der Sklerenchym-Ring und die Holzfasern in geringster Menge vorhanden sind. Der obere Theil des Zweiges mit seinen stärker ausgebildeten Geweben sucht jedoch immer wieder in seiner natürlichen, nach aufwärts strebenden Richtung zu wachsen.

Morphologie und Anatomie der einzelnen Sproß- und Blatt-Deformationen.

Exoascus Pruni (Fuck) ist gut bekannt als die Ursache der Fruchtdeformationen (Taschenfrüchte) auf Prunus domestica L. und Prunus Padus L. Vor mir liegt Material, bestehend aus diesjährigen Sprossen und Früchten von Prunus domestica, deren mehrere auf Fig. 8 abgebildet sind. Die Frucht-Deformation ist bereits bei De Bary*) und Wakker**) ausführlich beschrieben, so daß wir sie hier außer Acht lassen können. In derselben Arbeit hat De Bary Deformationen auf diesjährigen Sprossen von Prunus Padus beschrieben, aber keine auf Prunus domestica. Diese letzteren sind von Rathay***) beschrieben und abgebildet worden, aber mehr in Bezug auf die Mycelverbreitung und die morphologischen Erscheinungen der deformirten Sprosse, als auf die anatomischen Veränderungen derselben. Wir haben uns daher hauptsächlich mit der Untersuchung dieser beschäftigt. Auf Fig. 8 ist unten ein normales Zweig-Stück photographiert, welches einen Kurztrieb trägt, an dem zwei Früchte hängen, eine ist gesund, die andere ist eine deformirte ‚Taschenfrucht'; dies ist die gewöhnliche Form der durch Exoascus Pruni verursachten Deformation. Die anderen Figuren dienen als Beispiele für Sproß-Deformationen. Die mittlere Figur zeigt ein Stück normalen Zweiges, der seitlich einen Kurztrieb mit einer normalen Zwetschgenfrucht trägt und in einen durch Exoascus Pruni stark deformirten Trieb endet. Bei seiner Basis

*) De Bary. loc. cit. S. 8.

**) Wakker. loc. cit. S. 2.

***) Rathay E. üb. die von Exoascus-Arten hervorgerufene Degeneration einiger Amygdaleen. Sitzungsber. d. k. Akad. Wien 1878.

ist der deformirte Trieb nur wenig angeschwollen und trägt zwei scheinbar normale Blätter, nach dem Gipfel zu dagegen ist der Sproß gekrümmt, viel mehr angeschwollen und seine Epidermis ist gebleicht und runzlig; endlich stirbt der Sproß vollständig ab. Auf dem oberen gekrümmten Theile befindet sich ein Blatt, dessen Stiel und Haupt-Rippen sehr hypertrophirt und angeschwollen sind, dessen Blattfleisch jedoch, ohne irgend eine Hypertrophie zu zeigen, abgetrocknet und braun ist. Oberhalb dieses Blattes kommen mehrere ganz rudimentäre, verkümmerte Blätter vor. Die Figur links oben wurde einer anatomischen Untersuchung unterworfen. Sie zeigt, gleich dem obenbeschriebenen Sproß, einen unteren wenig angeschwollenen, und einen oberen, stark gekrümmten und verdickten Theil, der zwei rankenähnliche Windungen gemacht hat. Er trägt auch Reste von verkümmerten Blättern und in der Axel des untersten Blattes hat sich ein neuer Sproß — ein Johannitrieb —

Fig. 8.
Diesjährige Sproß-Deformation auf Prunus domestica durch Exoascus Pruni verursacht. Nähere Erklärung im Texte.

entwickelt, gleichfalls hypertrophiert und verkümmert, aber mit Spuren von Blättern. Was an der Figur nicht deutlich ersichtlich erscheint, ist das Vorhandensein von lang-laufenden Furchen auf dem geschwollenen und runzligen Theile des Sprosses. Diese Stellen bestehen aus Strecken, deren inneren Gewebe nur wenig geschwollen sind und die nur hie und da, ohne Ordnung, unter den hypertrophirten Theilen vorkommen; sie sind mit einer glatten Epidermis bedeckt. Mein Material zeigt alle Grade von Deformation, deren Art durch die hier abgebildeten Objecte zur Genüge illustrirt wird. Rathays Abbildungen und Beschreibung mögen deren Morphologie noch weiter erklären.

Die anatomische Untersuchung zeigte ähnliche Abweichungen vom normalen Zustand wie wir solche schon bei Hexenbesen fanden, nur in noch erhöhtem Grade. Schnitte von dem unteren Theile des Sprosses mit noch glatter Epidermis zeigte: Außen eine einzellige Epidermis ohne Kork-

oder Phelloderm-Bildung. Das Rindenparenchym, das Mark, Mark- und Rinde-Strahlen nehmen den größten Theil des Querschnitts ein und, obgleich der Schnitt zwei bis dreimal den Durchmesser eines normalen hat, so sind doch die Gefäßbündel nicht sehr vergrößert. Die Zellen des Markes und des Rindenparenchyms zeigen hier nicht mehr ihre normale Anordnung, sondern sind alle mehr oder weniger geschwollen, so daß Collenchym, dünnwandiges Rinden-Parenchym und dickwandige Markzellen nicht mehr von einander zu unterscheiden sind. Die größten Veränderungen zeigen sich in gewissen Stellen, woselbst nachträgliche Zelltheilung in den fertigen Geweben noch stattfindet. Diese wird kenntlich durch den reichlichen Protoplasma-Gehalt der Zellen, deren unregelmäßige polygonale Form und ihre dünnen, durchsichtigen Wandungen. Dagegen behalten die ungeteilten Zellen ihre etwas gerundete Form und haben dickere Wandungen, die leicht verholzt und von

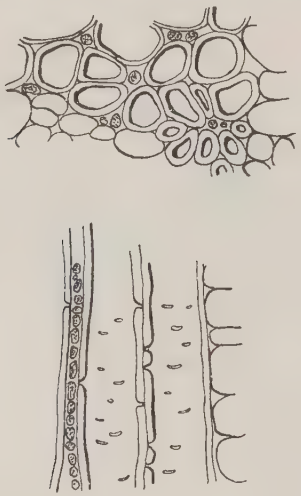


Fig. 9.
A. Querschnitt. B. Längsschnitt durch hypertrophirte Bastfasern von Prunus domestica, verursacht durch Exoascus Pruni. Das Mycel zwischen den Bastfasern ist punktirt. Die sehr dünnen Bastfaserwandungen sind mit doppelter Contour, die sie umgebenden Parenchymzellen mit einfachen Linien gezeichnet.

bräunlicher Farbe sind. Das Mycel läuft in erweiterten Intercellularräumen der parenchymatischen Gewebe und zwar besonders an den Stellen, wo Neuzellbildung entstund. Die Bastfasern sind als isolirte Bündel vorhanden, Sklerenchymzellen fehlen. Mycel ist häufig in den Bastfasern-Bündeln zu finden; es läuft zwischen den Fasern und verursacht eine Veränderung derselben der Art, so daß sie kürzer und breiter als die normalen werden und ihre Wände leicht verdickt bleiben. Im Weich-Bast sind die hervorragendsten Elemente die sehr großen Rindestrahlen-Zellen, welche sowohl zwischen als außen an den Bündeln der englumigen Phloemelemente hinlaufen, so daß diese auf die Region nächst dem Cambium beschränkt bleiben. Die Rindestrahlenzellen haben wenig Inhalt, aber die englumigen Elemente sind besonders reich an Protoplasma und enthalten viele Krystalle. Mycel ist im Weich-Bast häufig. Das Xylem ist durch die vergrößerten Markstrahlen sehr verändert,

aber alle gewöhnlich vorhandenen Elemente sind noch zu unterscheiden. Die Gefäße sind zahlreich, ihre Glieder sind kurz und weit. Sie bilden keine Vertikalröhren mit einander, sondern sind an ihren Enden einander schief seitlich mit schrägen Wänden angefügt; ihre Wandungen sind dünner, ihre Wand-Tüpfel sind vergrößert und es zeigen sich Uebergänge zu Ring- und Spiral-Gefäßen. Die Holzfasern sind verhältnismäßig wenig, sie sind kurz und gebogen, mit weniger verdickten Wandungen.

Die Untersuchung von Schnitten durch die am stärksten angeschwollenen Sprossen zeigen die obenbeschriebenen Veränderungen in noch höherem Grade. In den parenchymatischen Geweben ist Neu-Zellbildung noch häufiger. Die Gefäßbündel werden immer kleiner. Die Bastfaserbündel sind umgestaltet in Gruppen von langen Fasern mit weitem Lumen und ganz dünnen etwas bräunlich gefärbten Wandungen. Die Holzelemente werden weniger und fehlen endlich ganz. Die Tracheen-Elemente werden weiter und zeigen immer mehr Spiral- und Ring-Verdickungen der Wandung. In dem Gipfel von hypertrophirten Sprossen verschwinden die Gefäß-Bündelelemente fast vollständig und nur mehrere Spiral-Tracheiden und ein Rest von Phloem bleiben über. Das übrige Gewebe ist dünnwandiges Parenchym.

In den hypertrophirten Blattstielen und Blatt-Rippen verursacht das Mycel dieselben Erscheinungen wie in den Sprossen. In dem Blatt-Mesophyll konnte ich keine Hypertrophie finden. Die Zellen sind hier zusammengeschrumpft und mit braungefärbtem Inhalte erfüllt. Dies stimmt mit De Bary's Beobachtung bei Prunus Padus überein, daß kein Mycel im Blatt-Diachym vorhanden war, und daß der Tod des Blatt-Mesophylls erfolgt war durch Atrophie infolge der Hypertrophie der Blattstiele.

Zusammenfassung der Veränderungen.

Exoascus Pruni verursacht Hypertrophie der Blüthen- und Laub-Sprosse an mehreren Prunus-Arten. Im ersten Falle wird die Bildung von „Taschenfrüchten" verursacht, im letzteren Deformation junger Sprosse, von Blattstielen und Blattrippen, aber nicht von Blatt-Mesophyll.

Mycel ist im Marke, in der Rinde, den Bastfaserbündeln, dem Phloem und den Markstrahlen vorhanden.

Hypertrophie zeigt sich am stärksten in den parenchymatischen Geweben, die stark vermehrt werden; nachträgliche Zelltheilung in diesen Geweben kann auch, wo Mycel vorhanden ist, erfolgen.

Die Bastfasern sind kürzer und haben entsprechend der Stärke der Hypertrophie weiteres Lumen und dünnere Wandungen.

Das Phloem ist vergrößert und ist reicher an Protoplasma.

Die Holzelemente werden weiter und ihre Wandungen weniger verdickt; je mehr die Hypertrophie sich verstärkt, um so weniger sind sie ausgebildet.

Exoascus Pruni sowie Exoascus deformans zeigen uns die auffallendste Exoasceen-Hypertrophie. So tiefgreifend und rasch verlaufend ist die Miß-

bildung, daß man diese zwei Exoascus-Arten vielmehr zu den zerstörenden wie zu den nur Hypertrophie verursachenden Pilzen rechnen möchte. Der Vergleich mit den Veränderungen, die wir vorher bei anderen Hexenbesen fanden, zeigt aber, daß wir es doch mit denselben Veränderungen, nur in viel gesteigerterem Grade, zu thun haben.

Exoascus deformans (Berk) Fuckel, verursacht die „Kräuselkrankheit" auf Prunus Persica (L.) sowohl, als eine ähnliche Deformation auf Prunus Amygdalus Stokes.

Mir liegt gutes Alkohol-Material von Beiden zur Untersuchung vor. Rathay*) hat diese Deformation schon zum Gegenstand einer Arbeit gemacht, und es können seine Beobachtungen in dieser Arbeit mitbenützt werden.

Auf Prunus Persica. Das mir vorliegende Material besteht aus einem mehrjährigen Zweige, der zwei Kurztriebe trägt; der eine trägt einen sehr mißbildeten Endtrieb und einen normalen Seiten-Kurztrieb. Der erkrankte Sproß zeigt in seiner ganzen Länge eine starke Hypertrophie; er ist bis auf das Dreifache der normalen Dicke angeschwollen, von einer gebleichten, gerunzelten Epidermis bedeckt und trägt eine Rosette vieler, mehr oder weniger entfalteter Blätter, die alle Einwirkungen des Exoascus zeigen. Sehr auffallend sind an der Basis jeden Blattes die vergrößerten hypertrophirten Nebenblätter, die im normalen Zustande hinfällig und zu dieser Zeit schon abgefallen sind. Die Hypertrophie erstreckt sich vom Sprosse auf den Blatt-Stiel, die Blattnerven und das Blatt-Mesophyll. Sie ergreift bald das ganze Blatt, bald nur ein Stück desselben, aber in jedem Falle ist die hypertrophirte Stelle im Zuzusammenhang mit dem Blattstiel und es sind keine isolirten Flecke vorhanden.

Die microscopische Untersuchung des Sprosses zeigt Veränderungen der hypertrophirten Gewebe, welche so genau mit den schon bei Exoascus Pruni beschriebenen übereinstimmen, daß eine Wiederholung kaum nothwendig ist.

In den Blatt-Stielen war die Hypertrophie auf Stellen, wo Exoascus-Mycel vorhanden war, beschränkt; zwischen den deformirten Stellen findet man wieder Strecken, wo die Elemente, obgleich etwas geschwollen, noch ihre characteristische Anordnung beibehalten. Das Gefäßbündel vergrößert sich nicht etwa durch Zunahme der Tracheen, sondern durch Vergrößerung und Vermehrung der parenchymatischen Elemente, sowohl des Gefäßbündels, wie der Markstrahlen. Die Bündel-Scheide und das Nerven-Collenchym zeigen starke Hypertrophie, ihre Zellen sind stark vergrößert, und wie bei Exoascus Pruni ist secundäre Zellenbildung an Stellen, wo Mycel vorhanden ist, eingetreten.

Auf den Blättern fand ich Asken nur auf der oberen Epidermis. Das Mycel läuft nur in dem oberen Theil des Mesophylls, und war da zu finden, wo Blattdeformation vorhanden war. Das hypertrophirte Blatt-Mesophyll ist

*) Rathay. loc. cit. S. 52.

stark verdickt und die normale Gewebe-Ordnung ist wie Figur 11 zeigt, zerstört. Die Askentragende Epidermis und das Palisaden-Parenchym sind sehr vermehrt und durch Neuzellenbildung verändert; sie bilden ein dichtzelliges Gewebe mit verdickten und durchsichtigen Wandungen, so verschieden von denen der normalen Gewebe, daß Mesophyllzellen und Epidermiszellen nicht zu unterscheiden sind.

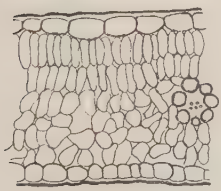


Fig. 10.
Schnitt durch ein normales Blatt von Prunus Persica.

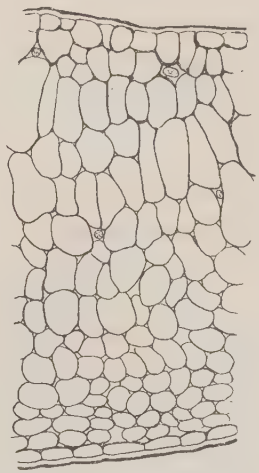


Fig. 11.
Schnitt durch dasselbe Blatt an einer durch Exoascus deformans veränderten Stelle. (Bei gleicher Vergrößerung gezeichnet.) Auf demselben Blatte sind die Asken auf der oberen Epidermis an einzelnen Stellen bereits entwickelt. Die Mycelfäden in den Intercellularräumen sind schattirt.

Die Zellen des Schwamm-Parenchyms sind vergrößert, abgerundet und haben kleine Intercellularräume, so daß das Gewebe sein normales Aussehen vollständig verloren hat, aber doch findet keine Neuzellenbildung statt. Die Zellen der unteren Epidermis sind vergrößert, bleiben jedoch außerdem unverändert.

Zusammenfassung der Veränderungen.

Hypertrophie zeigt sich durch Verdickung des Blatt-Mesophylls sowohl als der Blatt-Nerven, der Stiele und der Sprosse und ist dadurch von der Hypertrophie durch Exoascus Pruni unterschieden.

Es kommt Vergrößerung aller Zellen der Blattspreite vor, und Zelltheilung in Zellen der Askentragenden Epidermis, wie des benachbarten Mesophylls.

In den Nerven sind die parenchymatischen Gewebe stark geschwollen, auch Neuzellbildung kann hier vorkommen.

Die Sproß-Veränderungen stimmen mit jenen des Exoascus Pruni (auf S. 32) überein.

Auf Prunus Amygdalus. Das mir vorliegende Material besteht aus einzelnen Blättern, die isolirte deformirte Flecke zeigen, an denen ein Exoascus-Mycel und Asken zu finden sind. In der obengenannten Arbeit

von Rathay sind auch Sproß-Deformationen von Mandel-Bäumen beschrieben, die der Autor nach einem genauen Vergleich mit Sproß-Deformationen von Pfirsich, als von einer und derselben Exoascus-Art herrührend annimmt. Mit diesen Schlußfolgerungen bin ich, so weit sich nach den Blatt-Deformationen urtheilen läßt, einverstanden. Rathay giebt die Asken sowohl auf der oberen als unteren Epidermis an, aber bei meinem Material kommen Asken nur auf der oberen Epidermis vor. Die Veränderungen jedoch, welche dieser Exoascus hervorruft, stimmen genau mit denen am Pfirsich — wie obenbeschrieben und auf Fig. 11 abgebildet — überein.

In Bezug auf die Sadebeck'sche Frage*) nach der Identität von Exoascus deformans auf Prunus Persica und des Exoasus auf Prunus Amygdalus, kann ich nur sagen, daß sich beide weder durch die Asken und das Mycel, noch durch die von ihnen hervorgerufenen Deformationen unterscheiden.

Exoascus minor (Sadeb.). Das mir vorliegende Material besteht aus Zweigen von Prunus Chamaecerasus, L. mit Blättern, die mehr oder weniger von dieser Exoascus-Art ergriffen sind. Sie wuchsen in der Umgebung Münchens, wo dieser Exoascus bisher nicht beobachtet war. Die kranken Blätter kommen in Gruppen auf diesjährigen Kurztrieben vor und mein Material zeigt jegliches Stadium der Krankheit. Ich fand Asken nur auf der unteren Epidermis und ihr Erscheinen war stets von einer Deformation der Blätter, die sich jedoch nur auf die direct angegriffenen Stellen erstreckte, begleitet. Die Blattspreite verlor ihre grüne Farbe, verdickte sich und bildete Falten, welche zwischen den größeren Blattnerven nach oben ragten, so daß die askenbedeckte Epidermis die innere Seite dieser Falten besetzte. Wo das Blatt sehr heftig angegriffen war, bot es ein verschrumpftes Aussehen und rollte sich abwärts nach innen gegen die Hauptrippe zu, also mit der askenbedeckten Epidermis nach innen. Die Krankheit verbreitet sich in den meisten Fällen von der Basis zur Blattspitze, die größeren Nerven verhindern einigermaßen ihr Fortschreiten und es kommt nicht selten vor, daß ein Blatt mit nur einer Hälfte vollständig zerstört ist, während die andere, durch die Hauptrippe getrennt, gesund blieb.

Nach Sadebeck bringt dieser Exoascus leichte Hypertrophie der aus überwinterten Knospen entwickelten Zweige hervor, aber die von mir untersuchten Sprosse zeigten nur sehr wenig gesteigertes Wachsthum der Zweige.

Die genauere Untersuchung der Blatt-Anatomie zeigte das Mycel in der subcuticularen Schicht der unteren Epidermiszellen, woselbst es Verdickung der Cuticula verursachte; fast unmittelbar hierauf vergrößern sich die Epidermiszellen, sich mit gelbem Saft füllend, und schließlich schrumpfen sie zusammen und vertrocknen, nachdem die Cuticula durch die Asken abgestreift wurde. Die

---

*) Sadebeck. Monographie.

Zellen des Schwammparenchyms schwellen gleichfalls an und runden sich, so daß sie die Intercellularräume füllen, sich aneinander drängen und das normale Aussehen dieser Gewebe zerstören. Die Zellen des Palisaden-Parenchyms vergrößern sich und runden sich gleichfalls ab; später findet Abtrocknung des ganzen Mesophylls statt und seine Zellen werden braun. Wenn die Asken die Epidermis eines Nervs ergriffen haben, vergrößeren sich die Zellen der Bündelscheide, sie schrumpfen jedoch beim Vertrocknen der anderen Gewebe nicht zusammen. Die Gewebe des Nerven-Gefäßbündels zeigen keine Veränderung.

Exoascus Tosquineti (Westend) Sadeb. kommt auf Alnus glutinosa und Alnus incana × glutinosa vor. Er ist ziemlich verbreitet durch Europa. Das morphologische Aussehen der Krankheitserscheinungen ist bereits von Sadebeck*) in seinen Mittheilungen über die Lebensgeschichte dieses Exoascus beschrieben worden. Auch in Bezug auf seine Mycel-Verbreitung untersuchte er ihn sehr genau. Er bewies, daß das Mycel schon in den Winter-Knospen vorhanden war und sich im Frühjahr über die jungen Zweige bis auf die Blätter verbreitet, allerdings nur in den subcuticularen Schichten der Epidermiszellen und nicht in anderen Geweben. Hienach durfte man eine Hypertrophie des fraglichen Zweiges erwarten, dieselbe ist auch vorhanden, doch in viel beschränkterem Grade, als wir solche in dieser Untersuchung bisher fanden. Die ergriffenen Sprosse sind größer und dicker als normale Zweige, doch findet sich keine Basalanschwellung, noch das Hängen des deformirten gekrümmten Zweiges, noch auch die Entwicklung von schlafenden Knospen an den Zweigen vor. Der Pilz scheint keinerlei Einfluß auf das Wachsthum der Sprosse über das erste Jahr hinaus zu haben, denn bisher ist noch kein Hexenbesen auf Alnus glutinosa gefunden worden.

Anatomische Untersuchungen hypertrophirter Zweige zeigten wenig Veränderungen der Gewebe. Das beste Objekt, welches ich fand, war eine 7 mm dicke Basis eines Jährlingzweiges und dieser zeigte folgendes: Der Kork bildete eine dicke Schicht von Zellen, größer als die entsprechenden normalen Zellen. Ein wohlentwickeltes Phelloderm mit 3 oder 4 Schichten von Chlorophyll enthaltenden Zellen. Das Hypoderm war breit und bestand aus großen Zellen, viele mit secundär entstandenen Theilungswänden, wie solche schon auf Seite 54 bei Exoascus Pruni beschrieben wurden. Die Bastbündeln waren wohl entwickelt und bildeten zusammen mit den Sklerenchymzellen einen completen Ring. Die Markstrahlen waren zahlreich und ihre Zellen viel größer als die normalen. Die Elemente von Phloem und Holz zeigten normale Anordnung, aber alle waren vergrößert und zwar besonders die parenchymatischen. Die Markzellen waren stark vergrößert und enthielten Stärke. Wir fanden hier nur einen ausgewachsenen Zweig und diesen an einem Exemplar, wo die Hypertrophie

*) Sadebeck. Untersuchungen üb. d. Pilzgattung Exoascus. Hamburg 1884.

verhältnißmäßig sehr auffallend war. Das Vorhandensein eines completen Sklerenchymringes und die Abwesenheit von negativ-geotropischen Krümmungen bestätigt die schon auf Seite 29 ausgesprochene Ansicht bezüglich der Ursache der characteristischen Krümmungen des wirklichen Hexenbesenzweiges.

Die Blätter auf solchen hypertrophirten Zweigen sind größer als diejenigen auf normalen, ferner sind sie dünner, mit weniger ausgebildeten Geweben, infolge dessen sie früh kraus und wellig werden und gleichzeitig bei der Entwickelung von Asken vertrocknen und abfallen. Infection durch Sporen kann auch auf isolirten Blättern stattfinden. Die Asken kommen bald auf der oberen Blattepidermis, bald auf der unteren vor und zeigen ihr Vorhandensein dadurch an, daß das Blatt blaßgrün, gelb und runzlig, schließlich braun wird und sich aufrollt.

Ein normales Blatt von Alnus glutinosa — und anderen Alnus-Arten — ist durch das Vorhandensein eines Hypoderms unterhalb der oberen Epidermis kenntlich, bestehend aus einer Schicht von Zellen, die etwas größer als die Epidermis-Zellen sind; darunter ist ein zweischichtiges Palisaden-Parenchym, das an isolirten Stellen, wo das Hypoderm fehlt, unmittelbar unter der Epidermis liegt. Sonst stimmt der Blatt-Bau mit dem gewöhnlichen Dicotylen Typus überein.

Wenn wir die Einwirkungen von Exoascus Tosquineti auf das Blatt-Gewebe untersuchen, finden wir mehrere Veränderungen zur Zeit der Entwickelung der Asken. Das Aussehen des Mycels und der Asken in der Epidermis ist schon bei Sadebeck*) abgebildet. Wenn das Mycel sich in den subcuticularen Schichten der äußeren Epidermis-Zellwandungen verbreitet, folgt es größtentheils dem Lauf der Seiten-Wände der darunterliegenden Epidermis-Zellen und drängt sich mehr oder weniger zwischen dieselben. Bei der Entwicklung der Asken wird die Cuticula nach und nach durchbrochen und abgehoben, so folgt eine Trennung der Epidermis-Zellen und eine Ausdehnung der ganzen Epidermis. Infolge des Cuticula-Verlusts tritt Vertrocknen ein, und die Epidermal-Zellen schrumpfen zusammen. Befinden sich die Asken auf der oberen Epidermis, so schwellen die Hypodermzellenwandungen an, wobei die Zellen aber ihre Gestalt nicht sehr verändern. Wenn jedoch das Palisaden-Parenchym an die Epidermis stößt, dann verlieren die Zellen ihre grüne Farbe, vergrößern sich, runden sich ab und ihre Zellwandungen schwellen an; findet Vertrocknung statt, so schrumpft das ganze Mesophyll zusammen und wird braun. Befinden sich die Asken auf der unteren Epidermis, so schwellen die Schwammparenchym-Zellen an und verlieren ihre normale Gestalt; das Palisaden-Parenchym zeigt keinerlei Veränderung bis Vertrocknung eintritt. Die Asken greifen die Epidermiszellen über den Nerven nicht so rasch an, als die gewöhnliche Epidermis. Tritt dies jedoch ein, so schwellen diese Zellen zuerst

*) Sadebeck (loc. cit. S. 64).

an und vertrocknen dann, während die Zellen der Bündelscheide auf der Seite des Nervs unmittelbar neben der angegriffenen Epidermis viel größer und ihre Wandungen stärker verdickt werden; findet Vertrocknung statt, dann schrumpfen sie, sich mit einem gelben Saft füllend, zusammen.

Zusammenfassung der Veränderungen.

Hypertrophie der Zweige findet statt und verursacht in beschränktem Grade die Abweichungen vom normalen Zustand, wie schon auf Seite [37] gegeben.

Veränderungen bei den Blättern sind hauptsächlich auf die angegriffenen Epidermis-Zellen beschränkt.

Die Epidermis wird durch Asken durchbrochen und durch Zellenvergrößerung ausgedehnt.

Das Mesophyll wird nur wenig vergrößert und wird durch Abtrocknung zerstört.

Taphrina aurea (Pers.) kommt hauptsächlich auf Populus nigra L. vor und ist durch den größten Theil Europas verbreitet.

Das mir vorliegende Material besteht aus Blättern von Populus nigra, an welchen die Taphrina eine sehr auffallende Deformation hervorgebracht hat; diese besteht aus blasenartigen Auftreibungen, die sich über die Blattfläche erheben. Jeder dieser Blasen-Flecken ist nach oben gewölbt, nach unten gehöhlt. Die Ränder der Flecken sind unregelmäßig und mehr oder weniger durch die größeren Nerven begrenzt. Die Asken sind schon von Sadebeck*) und Johanson**) beschrieben und abgebildet worden; sie sind groß mit goldgelbem Inhalt und kommen in der Regel auf der unteren, in einzelnen Fällen auch auf der oberen Epidermis des Blattes auf den Blasen vor.

Ein normales Blatt von Populus nigra zeigt den gewöhnlichen Dicotylen-Blattbau: eine Ober- und Unter-Epidermis; ein zweischichtiges Palisaden-Parenchym und ein Schwamm-Parenchym; die Gefäß-Bündel sind stark entwickelt und mit einer Scheide versehen, welche aus einer inneren dickwandigen Scheide und einem äußeren Collenchym besteht.

In den Blasen-Flecken ist das Blatt immer verdickt. Am Rande der Blasen kommt zunächst das gelbe Mycel unter der Cuticula der Epidermiszellen vor und dringt ein wenig zwischen die benachbarten Epidermis-Zellen ein. Gleich nach dem Erscheinen des Mycels erleiden die Epidermis-Zellen eine Veränderung, sie sind vergrößert, ihre Cuticular-Schicht sowie ihre Cellulose-Wandungen (in Glycerine untersucht), sind stark verdickt und die Zellen werden mit reichem protoplasmatischen Inhalt gefüllt. Die Epidermis-Zellen zeigen nachher eine Zellenvermehrung. (Fig. 12.)

Durch Bildung einer Wandung parallel zur Cuticula ist die Zelle in eine äußere und eine innere getheilt; später bilden sich ein oder zwei weitere ähnliche Wände und machen so eine oder zwei Zellen mehr, so daß wir eine

*) Sadebeck. Pilzgattung Exoascus (loc. cit. S. 64.)

**) Johanson. Studier öfver Svampslägtet Taphrina. Stockholm 1887.

Reihe von drei oder vier Zellen hinter einander im selben Radius mit der ursprünglichen Epidermis-Zelle bekommen. Mehr wie vier solche Zellen in einer Reihe wurden bisher nicht beobachtet. Von diesen ist die äußerste die größte und enthält das meiste Protoplasma, sie ist es, von der die inneren Zellen jeder Reihe abgeschnitten sind, eine nach der anderen, so daß die innerste die älteste der neuen Zellen ist.

Das Palisaden-Parenchym zeigt, wenn die Asken sich auf der oberen Epidermis entwickeln, eine Veränderung; zunächst werden die Zellen größer und runder und ihre Wände verdicken sich; später findet auch Zell-Vermehrung durch Bildung von neuen Querwänden parallel zur Cuticula, wie bei den Epidermis-Zellen statt, die neugebildeten Zellen sind kugeliger an Gestalt als die entsprechenden ungetheilten Zellen. Wenn die Asken nur auf der unteren Epidermis vorkommen, zeigt das Palisaden-Parenchym keine oder nur wenig Veränderung.

Das Schwamm-Parenchym in kranken Flecken ist nicht auffallend verändert; seine Zellen, besonders diejenigen nächst der vermehrten Epidermis,

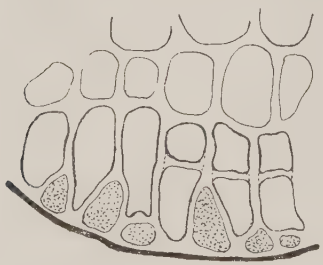


Fig. 12.

Schnitt durch ein Blatt von **Populus nigra**, welches durch **Taphrina aurea** verändert ist; nur die untere Epidermis und eine Reihe Collenchymzellen unterhalb eines Nervs sind dargestellt.

Das subcuticulare Mycel ist schattirt, aber die Asken haben sich noch nicht entwickelt. Links sind die Epidermiszellen nur vergrößert; rechts sind sie durch Neubildung einer Querwand in zwei Zellen getheilt.

sind geschwollen und haben ihre Wandungen etwas verdickt. Zell-Kammerung findet nicht statt.

In den Nerven ist das Gefäß-Bündel nicht verändert, aber es ist die äußere collenchymatische Bündel-Scheide auf derselben Seite angegriffen, wo die Asken vorhanden sind; ferner sind die Collenchym-Zellen vergrößert. Wenn die Epidermis-Zellen Asken tragen, zeigen sie dieselben Veränderungen wie oben beschrieben und auf Fig. 12 abgebildet.

Zusammenfassung der Veränderungen der von Taphrina aurea befallenen Pappel-Blätter.

Die Asken können auf beiden Epidermen vorkommen und verursachen blasenartige Auftreibungen.

Die Epidermis-Zell-Wandungen sind verdickt; die Zellen teilen sich und bilden dadurch, anstatt einer einschichtigen Epidermis, eine zwei- bis vierschichtige.

Die Zellen des Palisaden-Parenchyms sind vergrößert und zeigen Zell-Theilung; ihre Wandungen sind verdickt.

Die Zellen des Schwamm-Parenchyms sind geschwollen und ihre Wandungen sind verdickt.

In den Nerven sind die Collenchym-Zellen vergrößert und ihre Wandungen verdickt.

Eine Vergleichung der Einwirkungen dieser Taphrina-Art mit der von Taphrina carnea wird später bei der Beschreibung der letzteren folgen.

Taphrina carnea (Johans.) entwickelt sehr auffallende Deformationen auf den Blättern von Betula odorata Bechst.; B. nana L.; und B. intermedia, Thom. Bis jetzt ist diese Art nur auf der skandinavischen Halbinsel beobachtet worden und zwar von C. J. Johanson, welcher sie beschrieben und abgebildet hat.*) Das von mir untersuchte Material waren Herbarium-Exemplare, von dem obengenannten jetzt leider verstorbenen Natur-Forscher gesammelt und nach München geschickt.

Die angegriffenen Blätter zeigen große rosarothe oder fleischrothe Auswüchse, die von der normalen Blattoberfläche sowohl in Farbe als in Gestalt scharf abgegrenzt sind; ferner sind sie hoch gewölbt und sehr erhaben über die Oberfläche und tragen die Asken auf ihrer convexen Seite. Die Mißbildung ist auf die Blattspreite beschränkt.

Das normale Blatt zeigt den gewöhnlichen Dicotylen-Blattbau. (Fig. 13.)

In dem erkrankten Blatte erscheint das Taphrina-Mycel in der oberen Epidermis unter der Cuticula und entwickelt sich zu Asken. Die Asken bilden einen dichten Ueberzug, welcher auf die obere Epidermis beschränkt ist. Der Uebergang vom gesunden Blattgewebe zum kranken ist sehr unvermittelt und das Blatt kann innerhalb mehrerer Millimeter sich zwei bis viermal verdicken. (Fig. 14 u. 15.)

Mit dem Erscheinen des Mycels zeigen die Epidermis-Zellen eine Verdickung sowohl der äußeren als der seitlichen Wandungen und sind oft auch vergrößert. Später, wenn die Asken sich zwischen die Zellen drängen, tritt eine weitere Veränderung ein, die Zellen werden enger und tiefer und mehr oder weniger von einander getrennt, so daß sie nie mehr eine intacte Epidermis bilden. Auch Zellvermehrung findet statt, aber es ist schwer zu constatiren, wie diese entsteht; jedoch sind die Zellen untrüglich vermehrt und kleiner als die normalen, so daß wir es hier offenbar mit einer Bildung von Wänden, senkrecht gegen die Blattoberfläche gerichtet, zu thun haben; nur hier und da ist eine Wand parallel zur Blattoberfläche vorhanden. Die eigenthümliche rosarothe Farbe der Blasen liegt meistens in dieser Epidermis; nachdem die Asken zur Reife gekommen sind, fallen die Epidermis-Zellen etwas zusammen und füllen sich mit einem rosaroth gefärbten Safte. Dieser Saft kommt auch hier und da in Intercellularräumen des Mesophylls vor.

Die Zellen der unteren Epidermis zeigen, obgleich mehr oder weniger vergrößert, doch ihre characteristische Form und bilden eine nur durch die Spaltöffnungen unterbrochene Fläche innerhalb den blasigen Auswüchse.

---

*) Johanson. Om swampslägtet Taphrina. Öfversigt of K. Vet-Akad. Förhand. Stockholm 1885.

Das Mesophyll zeigt gleichzeitig mit dem Eindrängen der Asken in die Epidermis eine plötzliche große Veränderung, wodurch es schwer wird, die verschiedenen Blatt-Gewebe von einander zu unterscheiden. Die Veränderung tritt am stärksten in dem Palisaden-Parenchym hervor; hier vergrößern sich die Zellen wesentlich und kommen dadurch so dicht aneinander zu stehen, daß sie ihre characteristische Form verlieren und eckige, mehr oder weniger abgerundete Zellen mit wenigen, kleinen Intercellularräumen bilden. Die Zell-Wandungen zeigen, in Glycerine beobachtet, auch eine bedeutende Veränderung. Die normalen Epidermiszellenwandungen sind nämlich dick und ganz deutlich von den sehr zarten Wandungen der Mesophyll-Gewebe zu unterscheiden, aber nach dem Erscheinen des Mycels in der Cuticula werden die Palisaden-Zellen-

Fig. 13. Fig. 14. Fig. 15.

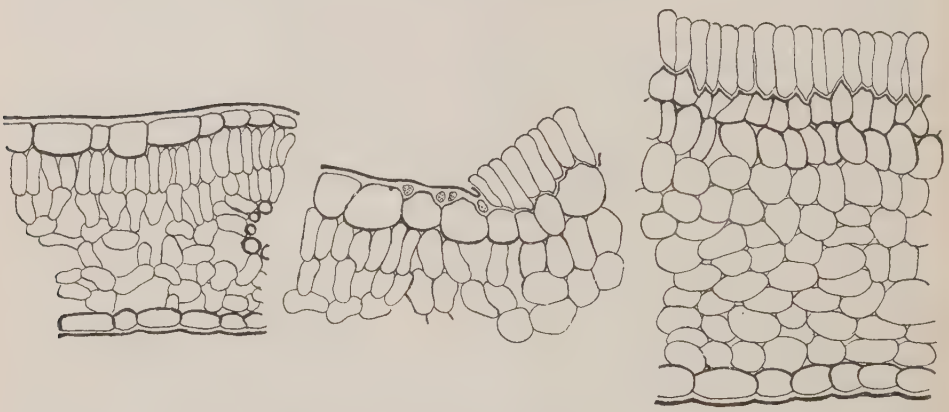


Fig. 13. Schnitt durch ein normales Blatt von **Betula odorata.**

Fig. 14. Schnitt durch ein von Taphrina carnea befallenes Blatt von **Betula** odorata. Der Schnitt geht durch die Uebergangsstelle zwischen gesundem und erkranktem Theile; die linke Hälfte ist gesund dann erscheint das subcuticulare Mycel, dann rechts die Asken und die Blattdeformation. (Bei gleicher Vergrößerung gezeichnet).

Fig. 15. Schnitt durch dasselbe Blatt bei derselben Vergrößerung wie Fig. 14. Die Asken von **Taphrina carnea** haben sich auf der oberen Epidermis entwickelt.

Wandungen so dick, daß sie von den Epidermis-Zellen kaum zu unterscheiden sind. Die verdickten Wandungen schwellen bei der Behandlung mit Aufhellungsmitteln wesentlich an und zeigen Cellulose-Reaction. In dem unteren Theil des Mesophylls, das dem Original-Schwamm-Parenchym entspricht, sind die Zellen auch vergrößert, aber sie drängen weniger aneinander und behalten mehr ihr normale Form bei; ferner sind größere Intercellularräume vorhanden. Die Zell-Wandungen sind etwas verdickt, aber weniger als in dem oberen Mesophyll. Die größte Verdickung der erkrankten Flecken liegt in dem Mesophyll und dürften wir hier eigentlich eine Zell-Vermehrung erwarten, aber dieselbe ist nur selten vorhanden und findet dann nur in der obersten Zellenreihe statt. Nach meiner Ansicht entsteht die Verdickung des Mesophylls meist aus Verschiebungen der Zellen infolge starker Anschwellung der einzelnen Zellen und

dem dadurch verursachten Druck. Mit dem Erscheinen des Mycels in der Cuticula verschwindet die grüne Farbe zunächst in den obersten Zell-Reihen und bald danach auch im ganzen Mesophyll.

Die Gefäß-Bündel sind auch von der Taphrina beeinflußt. In erkrankten Nerven sind die Zellen der parenchymatischen Gewebe stark vergrößert und ihre Wandungen erscheinen, in Glycerine untersucht, sehr verdickt. Im Holz- und Sieb-Theil erhalten sie ihre normale Anordnung, aber alle sind vergrößert.

Zusammenfassung der Anatomischen Veränderungen der von Taphrina carnea befallenen Blätter von Betula odorata.

Die blasenartigen Auswüchse sind auf der oberen Blattfläche sehr erhaben.
Die Asken kommen nur auf der oberen Epidermis vor.
Das Blatt ist zwei bis viermal verdickt.
Die Verdickung ist entstanden meist durch Mesophyll-Zellen, die stark vergrößert sind und ihre normale Form und Anordnung verloren haben.
Die Zellen der oberen Epidermis vermehren sich.
Alle Zellwandungen werden dicker.
Die grüne Farbe des Chlorophylls ist zerstört.
Ein röthlicher Saft erscheint, hauptsächlich in den Epidermis-Zellen.
Die Gefäßbündel-Gewebe sind vergrößert, behalten aber doch ihre normale Anordnung bei.

Das Aussehen der Blatt-Deformation, durch diese Taphrina carnea verursacht, stimmt so genau äußerlich mit dem der Taphrina aurea auf Pappel überein, daß auch anatomische Uebereinstimmung erwartet werden durfte; zumal wir einerseits zwei Taphrina-Arten haben, die beide durch subcuticulares Mycel sich verbreiten und ihre Asken ungefähr in gleichem Grade zwischen die Epidermis-Zellen eindrängen, andererseits die Blätter von zwei Gattungen dicotyler Bäume vorliegen, die sich in ihrem anatomischen Bau nur wenig, und in ihren physiologischen Functionen noch weniger unterscheiden. Aber ein Vergleich der zwei Arten wird trotzdem mehrere Unterschiede zeigen, die wir hier nochmals erwähnen. Die Auftreibungen erheben sich in beiden Fällen von der Blattfläche aufwärts, jedoch bei dem einen sitzen die Asken auf der convexen Seite, bei dem anderen auf der concaven Seite der Blasen. In beiden Fällen reißen die Asken die Epidermiszellen in ungefähr dem gleichen Grade auseinander, aber im einen ist das Mesophyll überhaupt stark verändert, im anderen sind nur die der angegriffenen Epidermis zunächst liegenden Mesophyll-Zellen verändert; im einen Fall ist ferner eine sehr auffallende Zellenvermehrung vorhanden, durch welche eine mehrschichtige Epidermis entsteht, während im anderen nur selten eine solche vorkommt.

Die rothe Farbe, so characteristisch für die Deformationen durch Taphrina carnea, erinnert an die nicht seltene Farben Erscheinung, die bei anderen parasitischen Pilzen vorkommt, z. B. bei den erwähnten Exobasidium-Deformationen*) auf Vaccinium-Arten, bei der Stengelmißbildung von Vaccinium Vitis-Idaea durch Calyptospora Goeppertiana, bei den rothen Blatt Flecken

*) Woronin loc. cit. S. 2.

der Birnen-Roestelia und anderen, sowie ferner bei den Gallen-Deformationen, welche Insecten auf vielen Blättern verursachen.

Nach Woronin wird die rothe Farbe bei den von Exobasidium angegriffenen Blättern durch den Saft der Palisaden-Parenchym-Zellen verursacht. Die rothe Farbe der „Alpenrosenäpfeln" ist auf der beleuchteten Seite am stärksten. Auch bei den Taphrina carnea-Blasen ist die rothe Farbe auf die obersten Zellen-Reihen beschränkt und es würde sehr interessant sein, an Ort und Stelle zu beobachten, ob die Färbung wirklich nur mit der Beleuchtung zusammenhängt.

Taphrina Betulae. (Fuck.) Johans. kommt auf Betula verrucosa Ehrh. und B. pubescens, Ehrh. vor. Sie ist durch fast ganz Europa verbreitet. Nach Sadebeck*) zeigt sich diese Art in zwei Formen: Taphrina Betulae, (Fuck.) und T. Betulae var. auctumnalis, Sadeb. Sie sind je nach der Größe ihrer Asken und der Flecken, die durch sie auf den Birken-Blättern verursacht werden, zu unterscheiden; die Grundform bringt „gelblichweiße oder gelbliche Flecken hervor", während die Varietät nur „rötliche Flecken, deren Größe und Gestalt außerordentlich variirt" verursacht.

Das mir vorliegende Material besteht aus Blättern, gesammelt von Herrn Hauptlehrer Allescher in Oberbayern im September 1890. Die Flecken sind sehr variable, so daß ich auf ein und demselben Blatte Flecken fand, die mit beiden der obengenannten Varietäten übereinstimmen; die kleinsten bestehen nur aus einem weißlichen Ueberzug ohne Blatt-Vergilbung; die größeren haben einen weißen Rand von Asken, aber im Centrum ist das Blatt je nach der Größe der Flecken mehr oder weniger gelblich bis braun gefärbt. Die Asken können entweder auf der oberen oder unteren Epidermis erscheinen, gewöhnlich ist die Entfärbung nur auf derselben Epidermis zu sehen. Das Blatt ist nicht verdickt und sowohl hierdurch, als durch das Vorkommen einer Stiel-Zelle an den Asken ist Taphrina Betulae von Taphrina carnea zu unterscheiden.

Wie nach der morphologischen Erscheinung der betreffenden Flecken zu erwarten war, sind auch die anatomischen Veränderungen keine großen. Das Mycel unter der Cuticula bildet ascogene Zellen, welche die Cuticula in Papillenform aufwerfen und sie endlich durchbrechen. Die Stielzellen der Asken sind breit und dringen nicht rückwärts zwischen die Epidermiszellen ein. Sie verändern daher die Gestalt derselben nur sehr wenig,**) später aber, wenn in Folge der Zerstörung der Cuticula eine Abtrocknung stattfindet, schrumpfen die Epidermiszellen zusammen und füllen sich mit gelbem Saft, wodurch die gelbe Farbe der Flecken verursacht wird. Die Mesophyl-Zellen sind wenig

*) Sadebeck. Monographie (loc. cit. S. 2.)
**) Sadebeck. Monographie Taf. II. Fig. 15. (loc. cit. S. 2).

verändert und erst, nachdem die Epidermiszellen entfärbt sind, trocknen auch sie ab. Auf den größeren Nerven entwickeln sich die Asken nicht, aber auf den kleineren Nerven dürften die Epidermiszellen Asken tragen und sind dann, wie oben beschrieben, verändert.

Taphrina Sadebeckii. Johans. kommt auf Alnus glutinosa und Alnus glutinosa × incana vor und zwar durch ganz Europa verbreitet. Die Asken erscheinen bald auf der einen Epidermis, bald auf der anderen, wodurch Flecken entstehen, die nur selten einen größeren Durchmesser wie 5 mm zeigen. Zunächst bestehen die Flecken aus einem weißlichen Ueberzug von Asken, später zeigen sie eine gelbe bis braune Entfärbung des Blattgewebes, aber niemals sind Blasen oder Blattverdickungen zu finden.

Der innere Bau des gesunden Blattes von Alnus glutinosa ist schon auf Seite 38 beschrieben. Die Blätter, welche diese Taphrina tragen, zeigen keine sehr auffallenden Veränderungen in den Blatt-Geweben. Das Mycel bringt zunächst Verdickung der Cuticula hervor, aber weder das Mycel noch die unteren Enden der Asken dringen zwischen die Epidermis-Zellen ein. Diese letzteren Zellen sind kaum verändert, ihre äußeren Wandungen werden etwas gebogen, wo Asken auf ihnen ruhen, und später trocknen sie ab und füllen sich mit gelbem bis braunem Saft. Die Hypodermzellen und Mesophyllzellen bleiben gewöhnlich unverändert und nur in seltenen Fällen vertrocknen sie. Auch die Gefäßbündel-Elemente und die Bündelscheide bleiben von einer Einwirkung des Pilzes unberührt. Diese Taphrina-Art stimmt in ihren ganzen Einwirkungen mit Taphrina Betulae überein; beide zerstören nur die Cuticula.

Taphrina polyspora (Sorok.) kommt auf Blättern von Acer tartaricum, L. vor und zwar in verschiedenen Ländern Europas; in Deutschland ist sie noch nicht beobachtet.

Das von mir untersuchte Material bestand aus von Johanson in Schweden gesammelten Blättern. Auf diesen verursachte der Pilz auf beiden Epidermen sehr unregelmäßig entfärbte Flecken von gelber bis dunkelbrauner Farbe.

In dem normalen gesunden Blatt finden wir den gewöhnlichen Dicotylen-Blattbau, aber die verschiedenen Gewebe haben sehr zarte Wandungen, so daß der gesammte Blattbau den Eindruck großer Zartheit macht.

Die kranken Flecke sind entfärbt und jeder derselben ist auf der einen oder anderen Epidermis von einem weißlichen Ueberzug von Asken umgeben. Die Entfärbung des Blattes durchzieht dasselbe aber ganz und ist gleich stark auf beiden Epidermen zu sehen, dies ist also nicht wie bei Taphrina Betulae, wo sie meist nur auf einer Epidermis vorhanden ist. Bei der allerersten Erscheinung des Mycels wird die Cuticula verdickt und später — nachdem die Asken sich entwickelt haben — abgeworfen. Die Asken haben keine Stielzellen

und ihre breiten unteren Enden drängen sich nur wenig zwischen die Epidermis-Zellen ein.

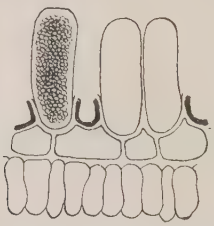


Fig. 16.
Obere Epidermis von Acer tartaricum mit Asken von Taphrina polyspora.
In einem Askus sind die Conidien gezeichnet.

Wo die Epidermiszellen Asken tragen, sind sie etwas vergrößert und ihre äußeren Wandungen sind etwas verdickt, aber sie füllen sich nicht mit gefärbtem Saft. Die Entfärbung angegriffener Stellen liegt in den Mesophyllzellen; diese trocknen, nachdem die Cuticula durch die sich entwickelten Asken abgeworfen ist, ab, schrumpfen zusammen und werden braun. Die Nerven-Gewebe zeigen keine Veränderung.

Taphrina coerulescens (Mont. et Desm.) Tul. kommt auf verschiedenen Quercus-Arten ziemlich verbreitet vor. Die von mir untersuchten Blätter sind von Quercus pedunculata, Ehrh. von Herrn Hauptlehrer Allescher in Oberbayern gesammelt. Das Vorkommen dieser Taphrina-Art auf Quercus pedunculata ist nicht in der Sadebeck'schen Liste notirt, aber Allescher hat es schon*) veröffentlicht.

Die Asken erscheinen auf beiden Blattflächen als ein Ueberzug in Gestalt von unregelmäßigen Flecken verschiedener Größe. Es finden sich keine blasenartigen Auswüchse vor und die Farbe der Flecken ist überhaupt nur wenig heller als die normale grüne Blattoberfläche, obgleich der Mittelpunkt mehrerer

Fig. 17.
Schnitt durch die normale untere Epidermis eines Blattes von Quercus pedunculata.

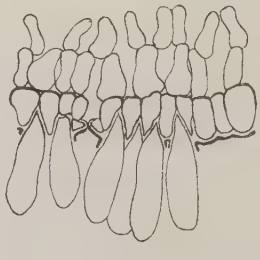


Fig. 18.
Schnitt durch dasselbe Blatt an der deformirten Stelle mit Asken von Taphrina coerulescens.

*) Allescher. Verzeichniß für Südbayern neu gefundener Pilze. Jahresber. d. Bayer. Bot. Gesell. in München, Jahrg. I.

Flecken abgetrocknet und gelb gefärbt war. Die Asken haben zwar keine Stiel-Zellen, ihre unteren Enden dringen aber in die Wandungen zwischen den benachbarten Epidermiszellen ein. Jedoch bemerkte ich sie niemals weiter vorgedrungen als bis zur Hälfte der Tiefe dieser Zellen.

Die Einwirkungen, welche die Taphrina auf die Eichen-Blätter hervorruft, sind nicht sehr auffallende und können dem Baum keinen Schaden zufügen.

Wo das Mycel zuerst vorkommt, da ist die Cuticula verdickt und die Epidermis-Zellen, welche im normalen Blatt breiter als tief sind, werden enger und tiefer, ohne daß ihr Volumen sehr vergrößert ist. Nachdem die Asken sich entwickelt haben und durch die Cuticula gedrungen sind, werden die Zellen, je nachdem die Asken in die Seitenwandungen eindringen, noch enger und von einander getrennt. In den späteren Stadien des Angriffs kann ein gelblicher Saft in den Zellen erscheinen.

Das Mesophyll zeigt nur wenig Veränderung und selbst, wenn die Asken die Cuticula durchbrochen haben, sind die chlorophyllhaltenden Zellen neben der Epidermis nur etwas vergrößert, während die grüne Farbe nur etwas blasser geworden ist. In den späteren Stadien, wenn die Austrocknung in Folge der Zerstörung der Epidermis stattfindet, schrumpfen die Zellen zusammen und ihre grüne Farbe geht verloren.

In ihren Wirkungen kommt diese Taphrina zwischen Taphrina aurea und T. carnea auf der einen Seite und T. Betulae ꝛc. auf der anderen Seite zu stehen. Die Asken dringen zwischen die Epidermis-Zellen ein, aber ohne sichtbare Wirkung auf die inneren Mesophyll-Gewebe und die Epidermis-Zellen, welche nichts von Vermehrung zeigen. Die Erklärung hiefür ist wohl im Vergleich zu Birke und Pappel in der festeren und dichteren Epidermis des Eichen-Blattes zu suchen.

Schluß.

Wir haben bereits die Hauptveränderungen der Morphologie und Anatomie an verschiedenen Stellen dieser Arbeit zusammengefaßt. Um aber einen Vergleich mit den Resultaten der Untersuchungen anderer durch Pilze erzeugter Hyperthrophien ziehen zu können, geben wir in Folgendem noch einmal eine kurze

Zusammenfassung der Haupt-Resultate dieser Arbeit.

Die durch Exoasceen hervorgerufene Hypertrophie ihrer Wirthspflanzen kann sich auf die Blätter allein beschränken [Taphrina-Arten] oder sie kann sowohl Sprosse als Blätter ergreifen [Exoascus-Arten].

Auf Sprossen.

Die größten Veränderungen finden in den verschiedenen Parenchymgeweben statt, so daß die Zellen anschwellen und ihre normale Anordnung verlieren. Die Wandungen können bei den Elementen der verschiedenen Geweben dünner, die Wanddifferenzierungen unvollkommen entwickelt bleiben.

Zellenvermehrung findet statt:

a) während der Entwickelung der Sprosse aus den Knospen, wobei die Zellen ohne weitere Theilung bleiben.

b) Es kann Neu-Zellenbildung in Fällen stärkerer Hypertrophie vorkommen.

Die Gefäß-Bündel-Elemente sind weniger vermehrt und vergrößert als die parenchymatischen.

Die Sklerenchym-Elemente neigen zu Abnahme und schwacher Ausbildung; ihre Wandungen bleiben weniger verdickt und ihre Lumina sind vergrößert.

Die Phloem-Elemente bleiben reicher an Protoplasma.

Die Tracheen zeigen sich vermehrt und weniger ausgebildet, indem ihre Glieder verkürzt und unregelmäßig verbunden sind; ihre Wandverdickungen sind weniger gut entwickelt.

Die Holzfasern sind viel weniger zahlreich (mit Ausnahme der erwähnten späteren Jahresringe bei Hexenbesen) und ihre Wandungen bleiben dünner.

Am Blatt.

Das Vorhandensein des Mycels ruft Veränderungen an Blatt-Geweben hervor.

Taphrina Sadebeckii, T. Belulae, T. polyspora (Fig. 16) verursachen nicht viel mehr als das Abwerfen der Cuticula und damit das Abtrocknen der Blattgewebe.

Taphrina coerulescens (Fig. 14. 18.) verursacht eine Vergrößerung der Epidermiszellen, hat jedoch wenig Einwirkung auf Mesophyll und Nerven.

Taphrina carnea (Fig. 13. 14. 15) verursacht beträchtliche Hypertrophie aller Blattgewebe, aber ohne Zellenvermehrung.

Taphrina aurea (Fig. 12) und Exoascus deformans (Fig. 10. 11) verursachen ebenfalls starke Hypertrophie des Blattes und Blatt-Stieles, jedoch mit Zellenvermehrung.

Exoascus Pruni (Fig. 8) verursacht starke Hypertrophie des Blatt-Stieles und der Hauptrippen, läßt jedoch die Blatt-Mesophyll-Gewebe unberührt.

Exoascus Cerasi und andere hexenbesenbildende Exoasceen verursachen unvollkommene Bildung und Vergrößerung der Zellen des Mesophylls und der Nerven-Gewebe, allein die Askenentwickelung verursacht außer der Abtrocknung durchaus keine weiteren Veränderungen.

Wir können die durch Exoasceen hervorgerufenen und in dieser Arbeit schon besprochenen Deformationen in zwei Gruppen theilen, solche, welche sich nicht über das Blatt hinaus erstrecken und solche, welche sowohl Blatt als Sproß ergreifen. Sadebeck hat mit Rücksicht auf das Vorhandensein oder Fehlen eines perennirenden Mycels gleichfalls die Exoasceen in zwei Gattungen getheilt, Taphrina und Exoascus. Ein Blick auf die Tabelle auf Seite 11 wird zeigen, daß die von einem pathologischen Standpunkt aus gemachten

Gruppen mit jenen der Pilzsystematiker zusammenfallen. Wenn wir nun die Sproß-Deformationen, welche durch Exoascus-Arten hervorgerufen werden, betrachten, so können wir Sadebeck's zwei Hauptunterabtheilungen in folgender Weise kurz charakterisiren.

A. Das Mycel verbreitet sich in inneren Geweben der Achsenorgane.

B. Das Mycel verbreitet sich nur zwischen der Cuticula und den Epidermis-Zellen.

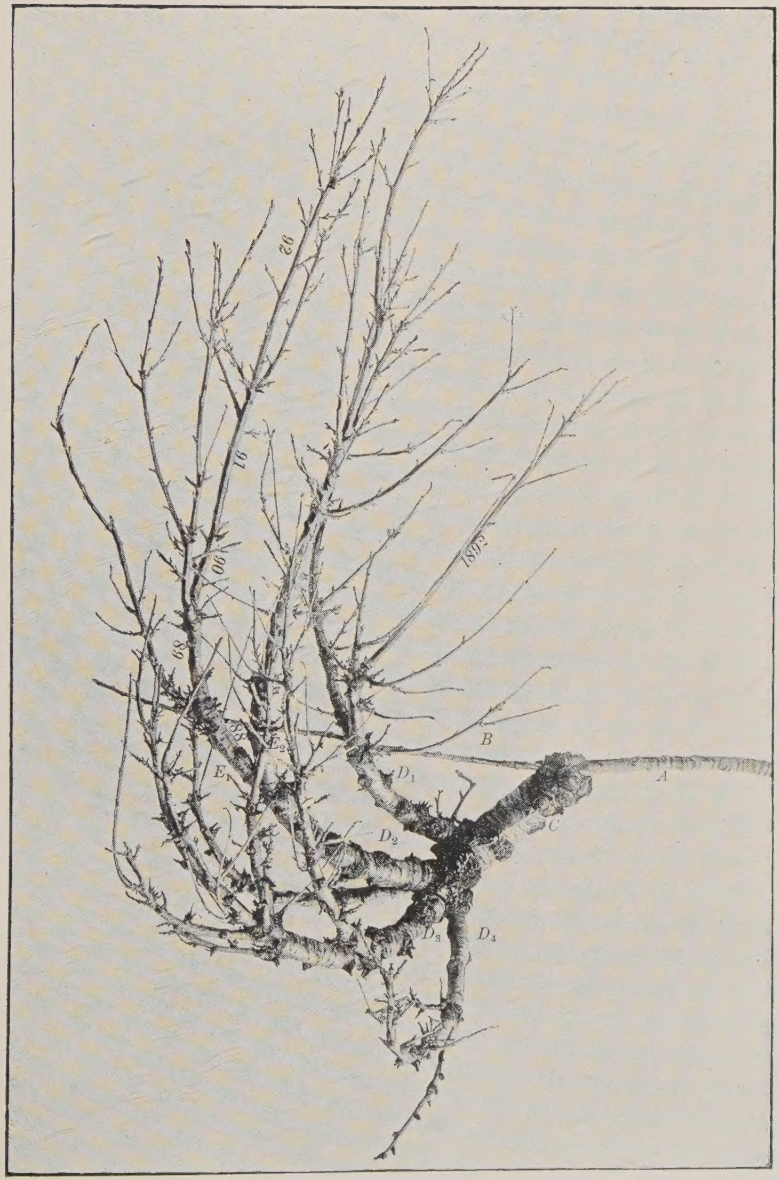
Weitaus die stärkste Hypertrophie wird durch zwei Arten der Gruppe A erzeugt: Exoascus Pruni und Exoascus deformans.*) Und doch kann man die Veränderungen der durch Exoascus Cerasi von der Gruppe A. und des Ex. epiphyllus von der Gruppe B hervorgebrachten Hexenbesen nicht unterscheiden.

Es bestehen also die Unterschiede nur in der Verbreitung des Mycels der Pilze beider Gruppen. Wenn die oben angegebenen Resultate mit jenen schon auf Seite 2 erwähnten von Wakker verglichen werden, zeigen sie im Ganzen eine sehr genaue Uebereinstimmung und stützen seine allgemeinen Schlußfolgerungen, „daß die meisten Hypertrophyten u. s. w. (Siehe Seite 3.)" In Bezug auf die von ihm geschilderten Fälle, bei denen die hypertrophirten Organe mit dem Jugendzustande übereinstimmen und jene, in welchen neue Eigenschaften auftreten, bemerken wir nur, daß die Exoasceen-Hypertrophyten sich viel mehr geneigt zeigen, eine Hemmungsbildung oder ein Verharren im jugendlichen Zustande zu verursachen, als neue Eigenschaften hervorzurufen.

Mit den anderen oben citirten Arbeiten stimmen unsere Resultate ebenfalls überein.

Unsere Untersuchungen der hypertrophirenden Exoasceen führen uns zu dem Wakkers Befund bestätigenden Resultat, daß dieselben eine Hemmung in der Ausbildung der jungen Gewebe veranlassen. Die Zellen bleiben plasmareicher und länger theilungsfähig, behalten einfachere Form, vergrößern sich, theilen sich zuweilen auch nachträglich noch einmal, differenziren sich aber vielfach nicht zu höheren Gewebsformen. Dies tritt um so deutlicher hervor, je stärker die Einwirkung des Parasiten und je jugendlicher das befallene Organ ist. Am besten sehen wir dies z. B. an Exoascus Pruni, während bei den eigentlichen Hexenbesen der Pilz nur den ersten und einen schwachen Reiz ausübt, im übrigen das befallene Organ aber erhalten bleibt und nachträgliche Veränderungen mehr durch seine eigene Schwere und andere, schon besprochene Verhältnisse erleidet.

*) Warum Sadebeck diese Art unter sein B. bringt, kann ich nicht verstehen, da sie ein inneres Mycel deutlich zeigt.



Hexenbesen der Kirsche.

A. P. Diemer'sche Buchdruckerei, Augsburg